

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de Lyon

POUR OBTENIR

Le Grade de Docteur ès Sciences Naturelles

PAR

RAYMOND BONNARDEL

CHEF DE TRAVAUX DE PHYSIOLOGIE
AU CONSERVATOIRE NATIONAL DES ARTS ET MÉTIERS

PREMIÈRE THÈSE :

CONTRIBUTION EXPÉRIMENTALE A L'ÉTUDE
DE L'EXCITABILITÉ

NOUVEL ESSAI

DE TRADUCTION MATHÉMATIQUE DES FAITS

DEUXIÈME THÈSE :

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le

devant la Commission d'examen

MM. CARDOT,

Président.

LONGCHAMBON

DOUIN

} Membres du Jury.

PARIS, IMPRIMERIE CHANTENAY

— 1934 —

 Springer

À la Faculté des Sciences de Lyon

e Grade de Docteur ès Sciences Naturelles

BAYME

CHEF D

PREMIÈRE THÈSE :

DISTRIBUTION EXPÉRIMENTALE A L'ÉTUDE

DE L'EXCITABILITÉ

NOUVEAU ESSAI

TRADUCTION MATHÉMATIQUE DES FAITS

DEUXIÈME THÈSE :

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

tenues le 12 mai 1994 devant la Commission d'examen

MM. CARDOT, Président.

LONGCHAMBON } Membres du Jury.
DOUIN }

PARIS. IMPRIMERIE CHANTENAY

— 1934 —

UNIVERSITÉ DE LYON - FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. GRIGNARD, C. ✱, I. 🌿, ✚, P. N., Membre de l'Institut.

Assesseur

M. VANEY, ✱, I. 🌿, ✚.

Professeurs honoraires

MM. VESSIOT, O. ✱ I. 🌿.
GÉRARD, O. ✱, I. 🌿, C. ✚.
RIGOLLOT, ✱, I. 🌿.
COUTURIER, ✱, I. 🌿, ✚.

Professeurs

MM. GRIGNARD, C. ✱, I. 🌿, ✚, P. N., Membre de l'Institut,
Chimie générale.
DULAC, ✱, I. 🌿, *Calcul différentiel et intégral.*
MASCART, ✱, I. 🌿, ✚, *Astronomie physique.*
SIRE, I. 🌿, ✚, *Mécanique rationnelle et appliquée.*
MEUNIER, O. ✱, I. 🌿, *Chimie industrielle.*
BEAUVERIE, ✱, I. 🌿, C. ✚, *Botanique.*
THOVERT, ✱, I. 🌿, ✚, *Physique.*
CARDOT, I. 🌿, *Physiologie générale et comparée.*
VANEY, ✱, I. 🌿, ✚, *Zoologie.*
LONGCHAMON, ✱, 🌿, 🌿, *Minéralogie.*
LOCQUIN, ✱, I. 🌿, *Chimie générale.*
ROMAN, I. 🌿, *Géologie.*
DÉJARDIN, I. 🌿, *Physique.*
DOUIN, ✱, 🌿, I. 🌿, *Botanique.*
SOLLAUD, I. 🌿, *Zoologie.*
LEMARCHANDS, I. 🌿, *Chimie appliquée.*
EYRAUD, I. 🌿, *Mathématiques.*
AUMÉRAS, 🌿, *Chimie physique.*
FROMAGEOT, *Chimie biologique.*

Chargés de cours complémentaires

MM. BONNET, I. 🌿, *Zoologie appliquée et Zootechnie.*
MAYET, ✱, I. 🌿, ✚, *Anthropologie.*
PELOSSE, I. 🌿, *Sériciculture.*
DONCIEUX, I. 🌿, P. C. N. supérieur.
SEYEWETZ, ✱, I. 🌿, *Matières colorantes artificielles.*
M^{lle} BACHRACH, I. 🌿, *Physiologie.*
MM. DARESTE DE LA CHAVANNE, I. 🌿, *Géographie physique.*
DUFAY, *Astrophysique.*
VIRET, *Étude des Roches.*
RANSON, *Géométrie supérieure.*

Secrétaire

M. ROUX.



A la mémoire de mon Père.

A ma Mère.

A ma Femme.

Aux miens et à mes amis.

A mon cher Maître Henri Laugier,
Professeur à la Sorbonne
et au Conservatoire National des Arts et Métiers.

Qui a été l'inspirateur de ce travail. Ses précieux conseils nous ont toujours été largement prodigués. Nous ne saurions trop le remercier de la profonde sympathie qu'il nous a toujours témoignée.

Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre profonde gratitude et de notre respectueuse affection.

A mon Président de thèse
Monsieur le Professeur CARDOT

et à mes Juges
Messieurs les Professeurs LONGCHAMBON et DOUIN.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INTRODUCTION

Une des propriétés caractéristiques de la matière vivante est de réagir aux modifications du milieu extérieur. Chaque tissu répond selon une modalité qui lui est propre. Une action électrique, thermique, mécanique ou chimique portée sur un muscle provoque une contraction, sur une glande amène une sécrétion, sur un nerf fait naître un influx. De cette « irritabilité », « propriété que possède tout élément anatomique d'être mis en activité et de réagir d'une certaine manière sous l'influence des excitants extérieurs » (Claude Bernard), on a voulu faire la propriété vitale essentielle. La matière vivante serait dépourvue de toute spontanéité, elle ne ferait que répondre aux modifications du milieu. Brown disait : « La vie ne s'entretient que par l'excitation ; vivre, ce n'est autre chose qu'être excité. » Cette conception, que Claude Bernard avait faite sienne, se retrouve exprimée par Beaunis dans les *Éléments de Physiologie* (1888, p. 361) : « L'irritabilité est la propriété fondamentale du protoplasma, la condition de ses manifestations vitales. » « L'activité vitale est toujours provoquée, jamais spontanée. » Et, récemment encore, par Gley (1928, p. 90) : « Les fonctions des cellules ne résultent que de la mise en jeu de leurs propriétés physiques et chimiques. Ces fonctions ne se manifestent que parce que les cellules sont irritables, c'est-à-dire parce qu'elles réagissent aux modifications du milieu dans lequel elles se trouvent. » « L'irritabilité est la propriété fondamentale du protoplasma vivant, la condition absolue de toutes les manifestations de sa vie. Aucune activité cellulaire ne se produit qui ne soit précédée d'une excitation » et, conclut Gley : « Les cellules n'agissent pas, elles réagissent. »

En réalité, ainsi que l'a montré Lapicque (cours 1929-1930), une telle notion de l'irritabilité paraît trop extensive. Ainsi, d'une part, elle englobe des faits qui paraissent bien éloignés du principe fondamental de l'irritabilité. Il semble, par exemple, difficile d'admettre avec Claude Bernard que le globule rouge absorbe l'oxygène parce que ce gaz l'irrite. N'est-on pas en droit de voir là un simple phénomène physico-chimique sans aucun caractère proprement vital, puisqu'une solution faite à partir d'hémoglobine préalablement cristallisée est capable de fixer l'oxygène.

D'autre part, il existe des manifestations vitales des tissus vivants qui ne requièrent aucune modification du milieu extérieur pour se produire. Lapicque a insisté sur les automatismes, en particulier sur ceux du cœur et du centre respiratoire. Leur existence nécessite bien certaines conditions stables du milieu, ils peuvent bien être modifiés dans une certaine mesure par les variations du milieu, mais leur origine ne paraît pas résider dans de telles variations.

Lapicque indique encore un autre phénomène vital qui ne peut s'expliquer par l'irritabilité : la respiration élémentaire. Ce serait d'ailleurs de ce phénomène fondamental que dépendraient à la fois l'irritabilité et l'automatisme.

L'irritabilité ne serait donc pas la caractéristique profonde, base de toute activité cellulaire, elle n'en resterait d'ailleurs pas moins une fonction importante commandant les relations de la matière vivante avec le milieu.

De ce point de vue, un autre problème se pose encore en ce qui concerne la définition de l'irritabilité. Doit-on englober sous ce mot tous les processus vitaux réactionnels ? Il semble bien qu'il faille encore faire là, comme l'a indiqué Lapicque, une discrimination entre les adaptations, les accoutumances aux modifications lentes du milieu et les réponses immédiates aux changements brusques de l'action du monde extérieur. La notion d'irritabilité ne comprendrait que cette dernière modalité, qui correspondrait à la définition qu'en a donnée Ch. Richet : « C'est la propriété de l'élément vivant de réagir suivant sa nature aux forces extérieures qui modifient *brusquement* son état actuel. »

Ainsi conçue, l'irritabilité paraît bien être à la base du comportement des êtres dans le milieu ambiant. Dans les organismes les plus simples, l'amibe, par exemple, l'élément indifférencié reçoit l'excitation et réagit dans le milieu extérieur.

Dans les organismes plus compliqués, certains éléments différenciés reçoivent l'action de l'excitant, d'autres réagissent dans le milieu. Ainsi, dans l'analyse d'un système réflexe simple, comme par exemple la flexion de la patte de la grenouille décérébrée obtenue par pincement de cette patte, on constate les faits suivants : l'élément nerveux récepteur est en liaison avec l'élément musculaire (dont la contraction amène la flexion de la patte), par l'intermédiaire d'éléments nerveux (neurones), qui sont situés bout à bout. L'excitation du neurone récepteur entraîne une réponse qui se propage jusqu'à l'extrémité de cet élément. En ce point, cette réponse est un excitant pour le neurone contigu qui réagit à son tour, réaction qui excite le neurone suivant et ainsi de suite jusqu'à la fibre musculaire qui est excitée par le neurone qui l'innervé. La réponse de l'organisme dans le milieu extérieur est donc conditionnée par une succession d'excitations et de réactions de séries d'éléments anatomiques différenciés. Elle se ramène donc à la notion d'irritabilité élémentaire. A la base du fonctionnement du système nerveux se trouve donc cette propriété générale de la matière vivante. Ce point de vue, bien mis en lumière par Lapicque, permet de comprendre l'acharnement des chercheurs pour essayer de résoudre les problèmes qui se rapportent à l'irritabilité.

En réalité, on ne peut étudier, de façon directe, quantitativement cette propriété ; on ne peut la saisir qu'à travers une réponse déterminée d'un élément vivant ou d'une série d'éléments vivants, obtenue par l'action d'un excitant établi sous certaines conditions d'intensité et de durée. C'est donc par l'étude des conditions sous lesquelles les excitants doivent être appliqués pour provoquer une réponse, que le problème a été abordé.

Parmi les excitants, l'électricité jouit de certains privilèges. C'est l'excitant le plus maniable, le plus facilement mesurable et celui dont l'action provoque le moins d'altération dans les tissus. Aussi a-t-il été le plus étudié.

Celles des recherches, faites avec cet excitant, dont l'inter-

prétation paraît la plus simple, sont obtenues par le passage dans les tissus de courants électriques constants limités dans le temps (ondes rectangulaires). Le tissu étant relié au moyen de deux électrodes impolarisables à un circuit électrique, on établit un courant sous un certain voltage qu'on maintient pendant un certain temps. On fait varier le voltage et la durée de passage de manière à déterminer les relations existant entre les valeurs du voltage et celles du temps nécessaires pour obtenir la même réponse du tissu.

D'autres recherches, qui ont paru aussi facilement interprétables, ont été faites au moyen de décharges de condensateurs à travers le tissu. En maintenant constante la résistance du circuit de décharge, on peut déterminer les relations liant chaque capacité au voltage correspondant de charge du condensateur pour obtenir la même réponse du tissu.

Les lois expérimentales ainsi obtenues ont servi de base à la plupart des théories de l'excitation émises jusqu'à présent. On admet que sous l'action de l'excitant électrique (comme en général sous l'action de tous les excitants) il se produit dans le tissu vivant une modification de l'état d'irritabilité, de l'état d'excitation, et que, lorsque cette modification atteint un certain niveau, elle déclenche la réponse. Cet état d'excitation et ses modifications resteraient une notion assez abstraite si des relations profondes n'avaient été établies entre les manifestations de l'irritabilité et les propriétés physico-chimiques de la matière vivante (polarisation cellulaire, perméabilité, imbibition, composition chimique). Ces constatations ont conduit les auteurs à matérialiser en quelque sorte la notion d'irritabilité, en lui donnant un support physico-chimique plus ou moins nettement explicite. Sans doute est-il prématuré, dans l'état actuel de nos connaissances, de vouloir préciser sa nature intime ; il n'en reste pas moins vrai que la considérer comme reposant sur des processus physico-chimiques n'est une hypothèse nullement gratuite et qu'une telle attitude s'est révélée, en tout cas, fructueuse par les travaux qu'elle a suggérés. Aussi la plupart des auteurs ont été amenés à penser que l'action des excitants entraîne dans les tissus vivants le développement d'un « phénomène excitant » dont l'étude peut être poursuivie de la même manière que le serait celle d'un processus physico-chimique quelconque.

Mais un tel « phénomène excitant » s'est révélé, selon certains auteurs, incapable d'expliquer tous les faits observés. Ainsi, lorsqu'on soumet certains tissus, en particulier les nerfs préparés, à un courant électrique dont l'établissement est progressif, c'est-à-dire dont on fait croître l'intensité au fur et à mesure de la durée de son passage, on observe que si la progression de l'établissement se fait assez lentement, le tissu ne répond pas, bien qu'on ait en définitive atteint des valeurs de voltage considérablement plus élevées que celle nécessaire pour obtenir la réponse au moyen du courant établi brusquement (ondes rectangulaires). On a été ainsi conduit, à la suite de Biedermann, de Nernst et de Lapicque, à admettre l'intervention d'un « phénomène antagoniste » qui limite dans le temps l'action du phénomène excitant. Cette intervention a rendu plus complexes les essais d'explication tentés sur l'irritabilité et Keith Lucas a pu écrire : « L'inefficacité des courants progressifs est la pierre d'achoppement des théories de l'excitation. »

On peut schématiquement diviser les théories actuelles en deux grands groupes : 1^o Les théories qui font intervenir le phénomène antagoniste dont nous venons de parler dans l'explication des lois d'excitation par courants rectangulaires et décharges de condensateurs. Elles le font intervenir pour limiter un processus excitant qui, sans lui, continuerait à progresser. 2^o Les théories qui ne tiennent pas compte de l'action de ce phénomène antagoniste dans l'explication des dites lois. La plupart des auteurs de ces théories, ou bien ne font pas mention de ce phénomène, ou bien estiment que le processus excitant se limite de lui-même, comme par exemple une charge de condensateur sous un voltage donné, et que le phénomène antagoniste n'intervient que tardivement, alors que l'évolution du processus excitant a déjà atteint son palier. Dans chacun des deux groupes, les théories sont nombreuses. La diversité de ces opinions révèle assez l'insuffisance des matériaux expérimentaux que les auteurs ont eus à leur disposition pour bâtir leurs théories.

Devant cet état de choses, un premier point nous a paru important à préciser expérimentalement : le phénomène antagoniste intervient-il pour conditionner la forme des lois d'excitation par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs ; et, s'il intervient, comment se manifeste son

action? Nous avons pensé, pour des raisons que nous développerons plus loin, que l'étude comparative des lois d'excitation par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs et des lois d'excitation par ondes électriques en échelons pouvait nous apporter quelques lumières sur la résolution de ce problème. Le Professeur Laugier nous ayant engagé à poursuivre nos recherches dans ce sens, nous avons effectué des séries d'expériences dans lesquelles nous avons établi sur les mêmes préparations des lois d'excitation par décharges de condensateurs et des lois d'excitation par ondes électriques en échelons. L'examen des lois d'excitation par ondes en échelons nous a montré qu'elles ne peuvent être expliquées par les différentes théories proposées pour rendre compte de l'évolution du phénomène antagoniste. D'autre part, l'indépendance relative des lois d'excitation par décharges de condensateurs et des lois par ondes électriques en échelons que nous avons constatée ne nous permet pas de penser que le phénomène antagoniste puisse jouer un rôle important dans les lois d'excitation par décharges de condensateurs et par ondes rectangulaires.

Cette conception nous a amené à rechercher l'explication des lois d'excitation par ondes rectangulaires ou décharges de condensateurs dans la seule évolution du processus excitant. Les lois expérimentales établies par les différents auteurs sur différents tissus montrent dans leur forme des différences relativement importantes. Loi suivant dans de certaines limites la loi théorique de Nernst (loi de la racine carrée —, aplysie), loi en S retournée de Lapique (spirogyre, vorticelle, estomac de grenouille), loi hyperbolique de Hoorweg et de Weiss (expériences de Sakamoto sur le sciatique gastrocnémien de grenouille), loi se rapprochant d'une exponentielle (expériences de Rushton sur le même tissu). D'autre part, des expériences que nous rapporterons nous ont montré que, sur la même préparation, la forme de la courbe d'excitation ne reste pas identique à elle-même.

Nous avons recherché si, sous ces apparences différentes de ces lois de voltage en fonction du temps, on ne peut mettre en évidence une loi plus profonde, une loi d'évolution du phénomène excitant, la même pour tous les tissus. Le Professeur Lapique nous a conseillé d'approfondir ce problème par une méthode employée par Bishop (1928). Bishop est parti d'une

loi exponentielle de voltage en fonction du temps, loi qui est loin de rendre compte de tous les faits expérimentaux. Nous avons poussé l'analyse plus profondément de manière à déterminer, à partir des chiffres expérimentaux, la loi de vitesse d'évolution du phénomène excitant. Cette loi s'est montrée la même pour tous les tissus étudiés. Il s'agirait là d'une loi générale. Elle nous a permis d'établir une formule mathématique qui rend compte des formes particulières des lois voltage-temps obtenues sur les différents tissus, des modifications de la chronaxie, de la forme de la courbe voltage-temps en fonction de la rhéobase et qui s'applique aux variations d'excitabilité produites par l'influx d'un nerf sur l'organe suivant. La formule mathématique déduite des faits expérimentaux est d'autre part bien connue en physico-chimie. Les manifestations de cette propriété essentiellement vitale, l'irritabilité, suivraient donc exactement et non pas seulement d'une façon plus ou moins approchée, comme l'ont pensé les différents auteurs, les mêmes lois que les processus physico-chimiques rencontrés dans la matière inanimée.

CHAPITRE PREMIER

Historique (1).

Phénomène excitant et Phénomène antagoniste.

Dès les premières recherches, on s'aperçut de la limitation dans le temps de l'efficacité du courant électrique pour provoquer l'excitation. Déjà Volta écrivait : « Il est de la nature des nerfs moteurs volontaires d'être excités par la première poussée du fluide électrique et de ne plus l'être quand le courant continue sans changement. »

Un peu plus tard, Ritter observa que si l'on introduisait graduellement l'intensité du courant, par exemple en mettant en circuit un à un les éléments de la longue pile de Volta, on pouvait atteindre de grandes intensités sans provoquer l'excitation.

Ces deux constatations furent la base de cette loi de Du Bois-Reymond qui régna sur l'électrophysiologie vers la fin du XIX^e siècle : Le régime constant n'est pas excitant ; le temps de passage n'importe pas ; ce qui excite, c'est la variation du courant. Ce qu'il traduisit mathématiquement par la formule :

$$\varepsilon = F \left(\frac{d\Delta}{dt} \right)$$

où Δ est la densité du courant et ε l'élément d'excitation.

Cependant Fick (1863), Brücke (1867-1868), Engelmann

(1) Pour l'exposé complet historique et critique de la question de l'excitation, nous renvoyons au livre de L. LAPICQUE : *L'excitabilité en fonction du temps* (Presses Universitaires, Paris, 1926) dont nous avons extrait notre court résumé.

(1870), travaillant sur des tissus à réponse lente (muscles lisses, muscles d'invertébrés), observèrent qu'il fallait faire passer le courant pendant un certain temps pour que l'excitation naisse. Contrairement à la théorie de Du Bois-Reymond, le temps importe donc dans les processus d'excitation.

Des progrès de techniques permirent à Hoorweg (1892), au moyen de décharges de condensateurs, et à Weiss (1901), au moyen de courants constants de très courte durée, d'établir que même pour des tissus très rapides, comme les nerfs de l'homme et de la grenouille, la durée intervient. Dans les expériences faites par Weiss, il faut au-dessous d'un certain temps de passage (3σ (1) sur le sciatique de grenouille) relever l'intensité du courant. En portant en ordonnée la quantité d'électricité (produit de l'intensité par la durée correspondante de passage du courant) et en abscisse la durée, Weiss obtint une droite inclinée dont le prolongement coupait l'ordonnée à une certaine hauteur b . La droite répond à la formule

$$Q = at + b$$

Pour exciter, il faudrait donc une quantité constante d'électricité : b ; plus une quantité augmentant proportionnellement avec le temps : at .

Hoorweg (1892), avec les condensateurs, donnait une courbe des quantités en fonction des capacités de même allure ($Q = CV$ en fonction de C).

Dès 1895, Biedermann posait en loi générale le rôle de la durée dans l'excitation électrique et ses rapports avec les caractéristiques de l'excitabilité des tissus et la rapidité de leur réaction (2).

Nernst (1908), traitant l'excitation comme une polarisation de membranes semi-perméables et tenant compte d'un phénomène de diffusion, arriva à une loi théorique d'allure très différente de celle de Hoorweg et de Weiss où la quantité Q d'électricité, nécessaire pour provoquer une polarisation de

(1) $\sigma = \frac{1}{1.000}$ de seconde.

(2) « Der Strom muss, um erregend zu wirken, unter allen Umständen eine gewisse und zwar um so grössere Dauer besitzen, je geringer die Erregbarkeit und je langsamer die Reaction des betreffenden Plasmas ist. » BIEDERMANN. 1895, p. 267.

valeur donnée, est proportionnelle à la racine carrée du temps t , de passage du courant :

$$Q = K \sqrt{t}$$

Cette loi, nous venons de le voir, n'apparaît nullement dans les expériences de Hoorweg et de Weiss. Mais dans les études de L. et M. Lapique (1903) sur les mollusques marins, en particulier sur l'aplysie, Nernst retrouva sa loi de la $\sqrt{t}$. L'accord n'existe d'ailleurs que sur une certaine partie de la courbe, celle appartenant aux temps relativement courts. Pour les temps très longs, expérimentalement, il y a toujours une intensité au-dessous de laquelle on ne peut descendre. Cette intensité, c'est la rhéobase de Lapique. Or, la loi de Nernst n'indique

pas ce minimum. En effet : si $Q = K \sqrt{t}$, on a $I = \frac{Q}{t} = \frac{K}{\sqrt{t}}$.

Dans cette dernière formule, pour t très grand, I descendrait vers 0. Ce qui est contraire à l'expérience.

La loi de la racine carrée du temps n'expliquant pas la forme de la loi d'excitation pour les temps longs, pas plus d'ailleurs que l'inefficacité des courants progressifs, Nernst en est venu à supposer l'existence d'un phénomène d'« accommodation », « transformation chimique qui se déroulerait suivant les lois de vitesse de réaction et serait de nature à relever le seuil de l'excitation » (cité d'après Lapique, 1926, p. 148). La vitesse de la réaction serait relativement petite. Quand l'excitation est provoquée par des stimuli de courte durée, l'« accommodation » se ferait peu sentir. Mais, pour des stimuli de longue durée, elle interviendrait dans une large mesure. Il se développerait donc dans les tissus soumis à l'action d'un courant électrique, d'une part, un phénomène excitant qui serait, selon Nernst, une polarisation, une concentration de sels sur des membranes semi-perméables et d'autre part une « accommodation », phénomène chinique qui limiterait l'efficacité du phénomène excitant.

Lapique, par l'examen des lois d'excitation, est également amené à considérer l'existence d'un phénomène antagoniste. Refaisant les expériences de Weiss sur le sciatique de grenouille, il observe que si la courbe des quantités ne présente pas nettement pour les temps courts l'incurvation vers l'origine trouvée

sur l'aplysie, elle montre pour les temps longs un relèvement net au-dessus de la courbe de Weiss, la courbe devenant pour les temps longs asymptote à une droite passant par l'origine. Sur différents tissus : l'estomac de grenouille (M. et L. Lapique, 1909), le style des vorticelles (Lapicque et Fauré-Frémiet, 1913), les chromatophores des spirogyres (L. et M. Lapique, 1922), les courbes d'excitation, quantités en fonction du temps, donnent à la fois, pour les temps courts, l'incurvation vers l'origine comme l'aplysie et, pour les temps longs, la convexité trouvée sur le sciatique de grenouille. La courbe des quantités a la forme d'un S allongé. Cette courbe serait générale, mais « chaque expérience n'en fournit d'ordinaire qu'une portion qui diffère suivant la région où sont tombées les mesures » (Lapicque, 1926, p. 97). Dans ces conditions, les courbes obtenues sur les différents tissus seraient superposables à condition qu'on choisisse pour chacune des facteurs de temps et d'intensité convenables. Ces facteurs sont la rhéobase pour l'intensité, la chronaxie pour le temps.

C'est en considérant la forme de la courbe des quantités que Lapique (1932, p. 7) est « amené à reconnaître que le processus d'excitation par le courant électrique est contre-carré par un phénomène antagoniste ». « On constate un changement d'inflexion de la courbe quand on approche de la rhéobase ; il doit s'agir d'autre chose que du développement pur et simple qui s'indique pour les temps courts. Et vraisemblablement, le même processus antagoniste qui intervient pour limiter dans le temps l'efficacité du courant constant est le même qui, pour les courants à établissement progressif, arrive à supprimer toute efficacité. »

Ainsi, d'une part Nernst, sur le terrain physico-chimique, indique la présence d'une « accommodation » luttant contre le processus excitant, et d'autre part Lapique, dans l'observation de la loi d'excitation elle-même, est amené à considérer l'intervention d'un phénomène « antagoniste ».

Ce phénomène prend d'ailleurs dans la théorie de Lapique un rôle important. En effet, il y conditionne à la fois la rhéobase et la chronaxie. Sans lui, « l'excitation se développe d'abord parallèlement à la polarisation, celle-ci suivant la loi de Nernst. Mais après un certain temps, qui, suivant les cas, se comptera en millièmes ou même en fractions de millièmes de seconde,

ou bien en secondes entières et même dizaines de secondes, ou en toute valeur intermédiaire, commence à intervenir un phénomène antagoniste ». « Un peu après le début de son intervention, ce phénomène supprime totalement l'efficacité du courant dont la prolongation est désormais sans influence sur le seuil ; l'intensité liminaire est devenue indépendante de la durée constante. » « C'est la précocité ou le retard de cette intervention qui détermine les énormes différences chronologiques constatées dans les diverses excitabilités. » (Lapicque, 1926, p. 211.)

A la suite de Nernst et de Lapicque, des auteurs ont cherché à quantifier cette intervention du phénomène antagoniste. Ce sont principalement M. Ozorio de Almeida (1927-1931), H. et E. Lassalle (1928), H. A. Blair (1932).

Un certain nombre d'auteurs ne font pas état de ce phénomène antagoniste pour l'explication des lois d'excitation par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs et prennent comme point de départ des lois différentes de celle de Nernst. Shimane Sakamoto (1932), Gildemeister (1932) pour les ondes rectangulaires, Ebbecke (1927), Renqvist (1932), Hirvonen (1932) pour les décharges de condensateurs, sont restés fidèles à la loi hyperbolique de Hoorweg-Weiss. Bishop (1928), Hill (1932), à la suite des travaux de Rushton (1932, II), sont revenus à la loi exponentielle étudiée par Lapicque en 1907 et abandonnée par cet auteur parce que ne concordant pas avec les faits expérimentaux (1).

Il nous a paru intéressant, devant des conceptions si différentes, de rechercher s'il était possible de mettre en évidence expérimentalement, d'une façon plus directe, le rôle du phénomène antagoniste dans ces lois d'excitation par ondes rectangulaires et par décharges de condensateurs. Le phénomène antagoniste intervient-il dans ces lois ? Conditionne-t-il la rhéobase et la chronaxie comme l'indique la théorie de Lapicque ? Nous avons pensé que la comparaison des lois d'excitation par ondes en échelons avec les lois d'excitation par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs pourrait nous donner des indications sur la solution à donner à cet important problème.

(1) Pour la bibliographie antérieure, voir Lapicque (1926).

CHAPITRE II

Excitation par ondes électriques à 2 échelons.

Le principe de la méthode que nous avons suivie pour établir des lois d'excitation par ondes à 2 échelons est le suivant :

Nous faisons passer dans une préparation d'un tissu excitable un courant sous un voltage inférieur à la rhéobase. Puis, après un certain temps de passage du courant, nous augmentons le voltage de la valeur juste nécessaire pour obtenir la réponse du tissu (au seuil) à la suite de cette élévation du voltage (le courant continuant à passer sous ce dernier voltage un temps bien plus grand que le temps utile) (fig. 1).

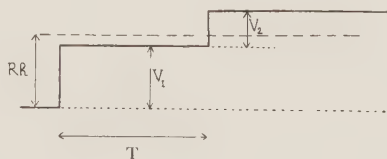


FIG. 1

L'établissement du courant représente un premier échelon ; l'augmentation du voltage le deuxième échelon. Nous pouvons séparer les 2 échelons de toute une gamme d'intervalles de temps. L'établissement du courant provoque une modification d'excitabilité qui évolue dans le temps ; la hauteur du deuxième échelon nous donne une indication sur cette modification au bout de l'intervalle de temps T séparant les 2 échelons. En recherchant ainsi la hauteur du deuxième échelon nécessaire pour provoquer la réponse du tissu avec différentes valeurs

de l'intervalle de temps T , nous obtenons ainsi, point par point, une courbe donnant une indication sur l'évolution dans le temps de la modification d'excitabilité engendrée par le premier échelon. En d'autres termes, nous avons là un moyen de suivre les modifications d'excitabilité produites dans un tissu par le courant constant.

a) *Excitation par ondes en échelons et excitation par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs.*

Les lois d'excitation par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs ne nous donnent de renseignements sur l'évolution de l'excitation que dans la gamme des temps inférieurs au « temps utile » (2 à 3 σ sur le sciatique de grenouille avec les ondes rectangulaires). Par ces méthodes, nous savons que, passé ce temps, l'excitation ne croît plus. En effet, s'il n'en était pas ainsi pour des temps plus grands, on pourrait provoquer la réponse avec un courant de plus faible voltage. Mais, passé ce « temps utile », l'état d'excitation reste-t-il stationnaire ? Décroît-il ? Nous ne pouvons le savoir par ces procédés. Les ondes à 2 échelons nous permettent de suivre l'évolution de l'excitation dans l'échelle des temps supérieurs au temps utile. Nous pouvons donc, en comparant les résultats des deux procédés expérimentaux, suivre toute l'évolution de l'excitation dans le temps.

En dehors de cette considération, l'intérêt de l'étude de l'excitation au moyen des ondes en échelons réside encore dans ses relations avec l'électrotonus physiologique et l'excitation par courants progressifs.

b) *Excitation par ondes en échelons et électrotonus physiologique.*

Lorsqu'on établit une différence de potentiel entre deux points d'un nerf au moyen de deux électrodes impolarisables reliées à un circuit électrique, il se produit des modifications de polarisation électrique le long de ce nerf, tant dans la région comprise entre les électrodes que dans celle située de part et d'autre. Ces modifications de polarisation peuvent être facilement mises en évidence au moyen d'une autre paire d'électrodes reliées à un galvanomètre. A ces phénomènes, on a

donné le nom d'électrotonus physique. Ces modifications de polarisation s'accompagnent de modifications d'excitabilité. Ainsi, si au moyen d'un autre circuit électrique on recherche les caractéristiques de l'excitabilité le long du nerf, on s'aperçoit que la rhéobase est abaissée et la chronaxie augmentée dans la région voisine de l'électrode négative du courant électrotonisant, tandis que les phénomènes contraires s'observent sous l'électrode positive de ce courant (Cardot et Laugier, 1914). A ces modifications d'excitabilité engendrées par l'établissement d'une différence de potentiel sur un tissu vivant, phénomènes qui, depuis Pflüger, ont donné lieu à de multiples travaux, on a réservé le nom d'électrotonus physiologique. Il est facile de se rendre compte que l'excitation par ondes en échelons n'est qu'un cas particulier de cet électrotonus, dans lequel les deux circuits habituels des recherches électrotoniques (circuit électrotonisant et circuit excitant) ont été fusionnés en un seul. Le premier échelon représente le courant électrotonisant et le deuxième échelon le courant témoignant des modifications d'excitabilité engendrées par le courant électrotonisant. L'étude des lois d'excitation par ondes en échelons nous permet donc de suivre dans le temps l'évolution de l'électrotonus physiologique sous les électrodes.

c) *Excitation par ondes à 2 échelons
et excitation par courants progressifs à établissement linéaire.*

L'excitation par courants progressifs à établissement linéaire a été longuement étudiée entre autres par Von Kries (1884), Keith Lucas (1907), Lapicque (1907), Strohl, Fabre (1927). C'est dans ces recherches que le phénomène antagoniste s'est manifesté d'une façon importante. La parenté des courants progressifs avec les ondes à 2 échelons réside dans ce fait qu'on peut les considérer comme des cas extrêmes des ondes en échelons en général. Prenons une onde à nombreux échelons, multiplions à l'infini le nombre de ces échelons, à la limite nous obtiendrons une onde progressive à établissement linéaire. A l'inverse, en diminuant le nombre des échelons, nous arriverons à l'onde à 2 échelons. La parenté des ondes à 2 échelons et des ondes progressives d'établissement linéaire est donc étroite et leur application dans les tissus vivants

ne peut que mettre en jeu les mêmes processus en ce qui concerne en particulier les modifications d'excitabilité qu'elles entraînent.

L'importance des renseignements fournis par ces deux modalités de stimulation est cependant très différente. Avec les courants progressifs, il y a toujours une pente limite d'établissement au-dessous de laquelle on ne peut descendre si l'on veut provoquer la réponse du nerf. Au-dessous de cette pente, quel que soit le temps de passage et le voltage final, le nerf ne donnera pas de réponse. Avec cette pente limite, le courant doit passer, pendant un certain temps, un « temps utile ». Le courant passant au delà de ce temps n'ajoute rien. Avec une pente plus abrupte, le temps de passage nécessaire diminue. En interrompant brusquement le courant à des temps différents, on peut donc déterminer pour chaque pente le temps de passage juste nécessaire et le voltage final auquel le courant était arrivé; on obtient ainsi des courbes d'excitation par ondes dites « cunéiformes » (Strohl, Fabre, 1927). Mais ces lois ne donnent d'indications que pour des temps inférieurs à ce « temps utile » correspondant à la pente limite (soit 30σ au plus pour le sciatique de grenouille dans la plupart des expériences). Les ondes à 2 échelons nous permettent de juger des modifications de l'excitabilité dans toute la gamme des temps longs sur lesquels les courants progressifs, pas plus que les ondes rectangulaires et les décharges de condensateurs, ne nous fournissent de renseignements.

TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR L'EXCITATION PAR ONDES EN ÉCHELONS.

Des expériences sur les ondes en échelons limitées dans le temps ont été faites dans un but très différent du nôtre, en travaillant avec des durées globales inférieures au temps utile de passage des courants rectangulaires pour montrer qu'il était possible d'exciter au moyen de ces ondes, en utilisant une quantité d'électricité moindre que celle nécessaire pour engendrer la réponse du tissu avec une onde rectangulaire de même durée (Strohl, 1922 ; Laugier, 1922). D'autres expériences de Strohl (1923) se rapprochent assez des nôtres, quoique la

méthode expérimentale comme l'interprétation soient très différentes. Cet auteur fait un premier échelon inférieur à la rhéobase (I_1) et, au bout d'un temps T , il augmente le courant d'une valeur égale à la rhéobase (I_2). Il détermine le temps de passage t de cette onde I_2 nécessaire pour provoquer la réponse. Il cherche ainsi les valeurs de t pour différentes grandeurs de T . Pour $T = 0$, t a une certaine valeur (si $I_1 + I_2 = 2$ rhéobases, $t =$ chronaxie). Quand T croît, t diminue d'abord, puis augmente ensuite, dépassant sa valeur primitive obtenue pour $T = 0$. Strohl en conclut que l'excitation croît d'abord, puis passe par un maximum, enfin décroît progressivement jusqu'à passer au-dessous de sa valeur initiale.

AUTRES ÉTUDES SUR LES MODIFICATIONS D'EXCITABILITÉ PRODUITES PAR LE COURANT CONSTANT.

On peut également chercher les modifications d'excitabilité produites par le courant constant en superposant à ce courant non plus un échelon rectangulaire, mais un choc d'induction ou une décharge de condensateur.

Bishop (1928) a employé la méthode du choc d'induction en se bornant à l'étude de la loi dans les temps très courts. Son circuit d'excitation contient un circuit galvanique, sur lequel est placé en dérivation le secondaire d'une bobine d'induction. Il fait passer dans un sciatique de grenouille un courant continu d'intensité égale à la rhéobase et, dans un intervalle de temps variant de 0 à 5σ , il lui superpose un choc d'induction d'une intensité juste nécessaire pour obtenir la naissance d'un influx dont il observe le potentiel d'action, après amplification, au moyen d'un oscillographe cathodique. En portant en abscisse l'intervalle de temps et en ordonnée logarithmique l'intensité du choc, il obtient une série de points qui, en première approximation, sont en ligne droite. En coordonnées linéaires, la courbe serait donc voisine d'une exponentielle. Au début du passage du courant constant, l'excitation progresserait donc selon une loi voisine d'une exponentielle. Les écarts entre les chiffres expérimentaux et cette loi seraient dus, d'après l'auteur, à la complexité du nerf en tant que conducteur. Bishop rappelle que la loi à laquelle il arrive est celle déjà étudiée par Lapicque

en 1906, et basée sur le schéma du condensateur à fuite. Lapique a dû abandonner cette loi qui ne correspondait pas aux faits expérimentaux qu'il avait observés.

Erlanger et Blair (1931) ont repris ce problème par des méthodes semblables, mais en étudiant le phénomène dans des temps plus longs. La courbe des modifications d'excitabilité en fonction du temps de passage d'un courant sous-rhéobasique a l'allure suivante : partant de 0, elle monte rapidement d'abord, puis s'incurve et finit par donner un plateau qui se maintient jusqu'à 1 à 3 σ suivant les expériences (sur le sciatique de grenouille, seul tissu étudié) ; elle redescend ensuite en présentant une concavité vers le haut, tout en se maintenant à un certain niveau au-dessus de 0 pour les temps longs. Il y a sur ce point désaccord avec les conclusions de Strohl. Les auteurs insistent sur ce fait que le plateau est brusquement interrompu, sa liaison avec la descente se faisant à angle vif.

Gilson et Peugnet (1932), avec le même dispositif que Erlanger et Blair, ont travaillé sur le muscle cardiaque.

Rushton (1932) a étudié les modifications d'excitabilité produites par le courant constant, au moyen de décharges de condensateurs. Il s'est limité aux temps inférieurs à 5 σ en ayant en vue l'étude du phénomène α .

Schriever (1932) a utilisé des ondes à 2 échelons dans quelques-unes de ses expériences. Les échelons étaient séparés par un intervalle de temps fixe de 1 seconde, avec adjonction d'un condensateur au circuit pour obtenir des formes plus complexes.

Des travaux que nous venons de citer, il n'y a guère que ceux de Strohl, de Erlanger et Blair, de Gilson et Peugnet, qui aient un certain rapport avec les nôtres et c'est sur eux seulement que nous aurons à revenir.

Recherches personnelles.

Dans nos ondes à 2 échelons dont nous avons donné le schéma dans les pages précédentes, nous pouvons faire varier 3 facteurs : 1^o la hauteur du premier échelon (V_1) ; 2^o la hau-

teur du deuxième échelon (V_2) ; 3° l'intervalle de temps T séparant l'établissement du premier échelon de celui du second.

Dans une *première série d'expériences*, nous avons voulu prendre le problème sous l'aspect le plus général. Nous avons cherché à établir les lois de variations de V_2 en fonction de la hauteur du premier échelon V_1 , T restant constant. En faisant les lois semblables pour les différentes valeurs de T , nous aurions obtenu un réseau de lois groupant l'ensemble des relations entre V_1 , V_2 et T . Mais sur des préparations d'une stabilité satisfaisante du point de vue rhéobase et chronaxie, nous avons observé au cours de l'expérience des modifications systématiques et souvent très importantes des lois d'excitation par ondes en échelons. Si bien que les déterminations faites à un moment donné ne pouvaient être comparées à d'autres, prises à un autre moment. Aussi avons-nous dû modifier notre méthode et borner nos recherches à l'étude des variations de V_2 en fonction de T lorsque V_1 est constant et égal à 0,9 rhéobase. C'était d'ailleurs, du point de vue théorique, les lois qu'il nous importait le plus de préciser. Nous les avons étudiées dans une *deuxième série d'expériences*. Ainsi, en prenant V_1 égal à 0,9 rhéobase, nous pouvons rapidement faire une série de déterminations de T pour différentes valeurs de V_2 en augmentant progressivement V_2 jusqu'à la valeur pour laquelle $T = \infty$; puis, diminuant progressivement ensuite V_2 en revenant sur nos pas, nous déterminons une nouvelle série de T correspondant à chaque valeur de V_2 . Nous pouvons ainsi, en faisant des moyennes, tenir compte des modifications apportées aux lois par l'évolution de la préparation au cours de l'expérience.

Nous décrirons d'abord la technique employée, puis nous donnerons successivement les résultats de la première et de deuxième séries d'expériences.

TECHNIQUE.

Principe. — Pour produire l'onde électrique à 2 échelons, nous avons fait usage d'un circuit dans lequel nous avons inséré 2 boîtes de résistances pouvant chacune varier de 0 à 11.000 ω . Après avoir donné à ces résistances des valeurs

appropriées, vis-à-vis de la résistance du reste du circuit, lorsqu'on ferme ce dernier, le courant passe traversant successivement les 2 résistances et prend une intensité déterminée par l'ensemble des résistances. C'est le premier échelon. Si, à un moment donné, on court-circuite une résistance, l'intensité du courant sera augmentée d'une certaine valeur, ce qui donne le deuxième échelon.

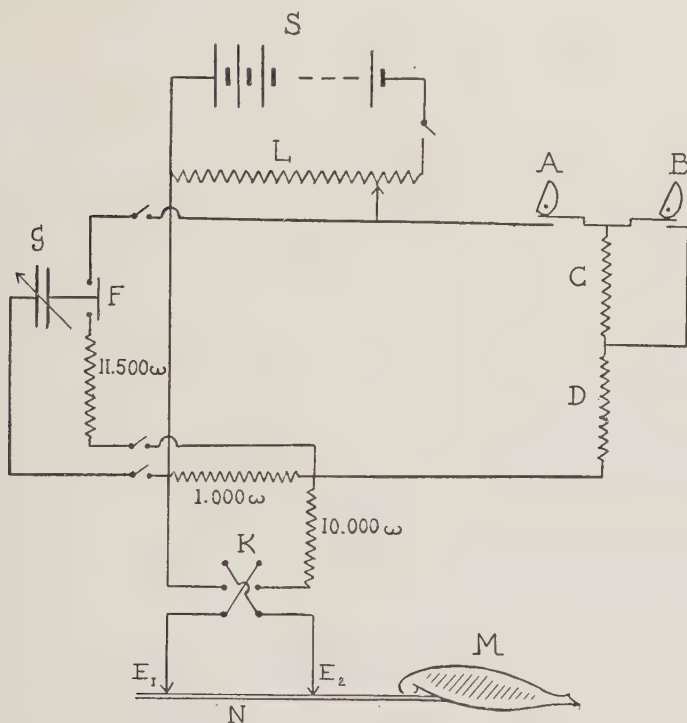


FIG. 2

Dispositif expérimental (fig. 2). — Il comprend comme source électrique une batterie d'accumulateurs (S) comportant un nombre d'éléments variable. Le voltage peut être fragmenté par un réducteur de potentiel de Lapique (L) de résistance totale de 60 ω environ, résistance très petite par rapport à celle du reste de l'appareillage. De ce réducteur part un circuit qui comprend un système à 2 clefs de fermeture per-

mettant, la première (A), de fermer le circuit, la deuxième (B) de court-circuiter une boîte de résistance. Pour remplir ce rôle, nous nous sommes servis, pour les temps de 2σ à 100σ , du chronaximètre de Lapicque, que nous avons monté à 2 fermetures et, pour les temps plus grands, d'un dispositif à 2 contacteurs à mercure dont la fermeture était commandée par la rotation d'un moteur de phonographe. La vitesse du moteur étant réglée, il suffisait de placer les 2 contacteurs à des distances fixées à l'avance pour obtenir entre leurs fermetures l'intervalle de temps désiré. Le circuit comprend encore les 2 boîtes de résistances (C) et (D) dont nous avons déjà parlé, puis 1 résistance de 1.000ω . Aux bornes de cette résistance, en dérivation, se trouve un circuit secondaire contenant 1 résistance de 10.000ω , 1 inverseur (K), 2 électrodes au calomel (E_1) et (E_2) et la préparation (N).

Sur ce montage, destiné à produire l'onde électrique à 2 échelons, est greffé un circuit de mesure de chronaxie par décharges de condensateurs, suivant le schéma de Lapicque. Il comprend des condensateurs allant de 1φ (1) à 10 mf. (G), 1 clef morse (F) et 1 résistance de 10.500ω (2). Le circuit de décharge des condensateurs se ferme sur la résistance de 1.000ω et sa dérivation (résistance de 10.000ω , électrodes et préparation). Nos recherches comportant des passages de courant de longue durée, tous nos soins ont porté sur nos électrodes au calomel dont nous avons fréquemment vérifié le bon état. Dans le cours des déterminations expérimentales, chaque passage de courant dans la préparation était suivi d'un passage en sens inverse d'égale durée.

Les préparations employées sont isolées (3) et placées dans une boîte en paraffine close à sa partie supérieure par une lame de verre. Afin d'éviter toute dessiccation possible, un joint liquide relie la paraffine à la lame de verre. Le bec des électrodes pénètre par le fond de la boîte en paraffine. Le tissu à l'étude est suspendu sur le bec des électrodes. La distance entre les électrodes est de 15 mm.

(1) $\varphi = 10^{-3}$ mf.

(2) Dans l'expérience du 17 mars, cette résistance était de 6.000ω . Sur la fig. 2 il faut lire 10.500 au lieu de 11.500.

(3) Dans ce groupe d'expériences, nous n'avons fait usage à aucun moment d'eau physiologique pendant la dissection.

PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES.

Ces expériences ont été effectuées sur la préparation isolée sciatique-gastrocnémien de grenouille. Prenant pour l'intervalle de temps T séparant les 2 échelons une certaine valeur fixe, nous avons étudié les relations entre V_2 (2^e échelon) et V_1 (1^{er} échelon) pour obtenir la réponse du tissu au seuil (contraction du muscle). Puis nous avons repris la même étude pour d'autres intervalles de temps T. Expérimentalement, nous opérons de la manière suivante : Nous fixons la boîte de résistance D (celle restant toujours en circuit) à 4.000 ω . Après court-circuit de la première boîte de résistance C, la résistance totale du circuit reste égale à la résistance D de 4.000 ω , plus la résistance de 1.000 ω = 5.000 ω . (La dérivation sur la résistance de 1.000 ω n'intervient pratiquement pas pour modifier la résistance globale du circuit puisque électrodes, nerf et résistance additionnelle de 10.000 ω ont toujours donné une résistance totale de plus de 100.000 ω .)

Nous prenons d'abord la rhéobase en faisant $C = 0$. Ensuite nous faisons successivement varier la résistance C de 1.000 à 10.000 ω et nous cherchons au moyen du réducteur de potentiel pour chaque valeur de C quel est le voltage nécessaire pour obtenir le seuil de la contraction musculaire.

La différence de potentiel aux bornes de la résistance de 1.000 ω , sur laquelle le nerf est mis en dérivation par l'intermédiaire des électrodes, est mesurée de la manière suivante :

1^{er} échelon. C est en circuit.

$$V_1 = \frac{1.000}{C + 5.000} V$$

V étant le voltage aux bornes du réducteur de potentiel.

Hauteur totale des 2 marches. C est court-circuité.

$$V_3 = \frac{1.000}{5.000} V$$

2^e échelon. Il nous sera donné par la soustraction

$$V_2 = V_3 - V_1$$

Nous rapporterons toutes ces mesures en % de rhéobase afin de pouvoir comparer les différentes expériences.

EXPÉRIENCE DU 15 MARS 1932.
Sciaticque-gastrocnémien de rana esculenta

		en % rhéobase				
	C	V	V ₃	V ₁	V ₃	V ₁ V ₂
I. T = 10 (1)						
	0	2,	0,4			
	10.000	2,2	0,44	0,146	110	37 73
	7.000	2,3	0,46	0,191	115	48 67
	5.000	2,5	0,50	0,25	125	62 63
	3.000	2,9	0,58	0,36	145	90 55
	0	2,				
II. T = 2						
	0	1,8	0,36			
	10.000	2,	0,4	0,133	111	37 74
	7.000	2,	0,4	0,166	111	46 65
	0	1,8	0,36			
	5.000	2,	0,4	0,20	111	55 55
	3.000	2,1	0,4	0,262	117	73 44
	2.500	2,05	0,41	0,273	114	76 38
	2.000	2,	0,4	0,285	111	79 32
	1.500	2,	0,4	0,307	111	85 26
	0	1,8	0,36			
	1.500	2,	0,4	0,307	111	85 26
	1.000	1,9	0,38	0,316	106	88 18
III. T = 100						
	0	1,7	0,34			
	10.000	2,2	0,44	0,146	129	43 86
	7.000	2,5	0,5	0,208	147	61 86
	5.000	2,8	0,56	0,28	164	82 82
	0	1,7	0,34			
	5.000	2,8	0,56	0,28	164	82 82
	0	1,7	0,34			
IV. T = 1.000						
	0	1,7	0,34			
	10.000	2,6	0,52	0,173	153	50 103
	7.000	2,7	0,54	0,225	158	66 92
	5.000	3,2	0,64	0,32	188	94 94
	4.000	3,5	0,70	0,39	205	114 91
	3.000	4,3	0,86	0,537	253	158 95
	2.500	4,6	0,92	0,61	270	180 90
	2.000	5,5	1,1	0,78	323	229 94
	1.500	9,	1,8	1,4	529	411 118
V. T = 100						
	0	1,8	0,36			
	10.000	2,5	0,50	0,166	139	46 93
	7.000	2,7	0,54	0,225	150	62 88
	5.000	3,2	0,64	0,32	177	88 89
	0	1,8	0,36			
	5.000	3,2	0,64	0,32	177	88 89

(1) T en millièmes de seconde (τ).

VI. T = 10						
0	1,7	0,34				
10.000	2,1	0,42	0,14	123	41	82
7.000	2,4	0,48	0,20	141	59	82
5.000	2,7	0,54	0,27	158	79	79
0	1,7	0,34				
4.000	2,6	0,58	0,32	170	94	76
0	1,7					

VII. T = 2						
0	1,7	0,34				
10.000	1,9	0,38	0,126	111	37	74
7.000	1,9	0,38	0,158	111	46	65
5.000	1,9	0,38	0,19	111	55	56
4.000	1,9	0,38	0,21	111	61	50
3.000	1,9	0,38	0,237	111	70	41
2.500	2,	0,4	0,266	117	78	39
2.000	2,1	0,42	0,3	123	88	35
1.500	2,	0,4	0,3	117	88	29
1.000	1,9	0,38	0,316	111	90	21

VIII. T = 5						
0	1,7	0,34				
10.000	1,9	0,38	0,126	111	37	74
7.000	2,	0,40	0,166	117	48	69
5.000	2,1	0,42	0,21	123	61	62
4.000	2,4	0,48	0,266	141	78	63
3.000	2,5	0,50	0,312	147	92	55
0	1,7					

Nous avons résumé les résultats de cette expérience dans la figure 3. V_1 est porté en abscisse et V_2 en ordonnée. Chaque courbe représente les variations de V_2 en fonction de V_1 pour un intervalle de temps T fixe.

Le premier des deux nombres qui accompagnent chaque courbe (chiffres arabes) indique l'intervalle de temps en σ . Le deuxième nombre (chiffres romains) indique l'ordre dans lequel les lois ont été établies.

L'examen de cette figure montre que pour une valeur déterminée V_1 du premier échelon, la valeur du deuxième échelon V_2 , nécessaire pour provoquer la réponse du tissu, doit être d'autant plus élevée que l'intervalle de temps T séparant les 2 échelons est plus grand. Il y a donc pendant le passage du courant constant au-dessus du temps utile de l'excitation par ondes rectangulaires (2 à 3 σ sur le sciatique de grenouille) diminution progressive dans le temps, de l'état global d'excitation. En gros, les courbes T = 2 σ sont au-dessous des courbes T = 10 σ , elles-mêmes au-dessous des courbes

$T = 100 \sigma$, etc. Mais on voit nettement qu'un autre phénomène intervient au cours de l'expérience. Si nous considérons par exemple les résultats obtenus en prenant un intervalle de temps $T = 10 \sigma$ au début de l'expérience (courbe 10σ , I) et vers la fin de l'expérience (courbe 10σ , VI), nous observons une modification très importante. Pour chaque valeur du premier échelon (V_1), la valeur correspondante du deuxième

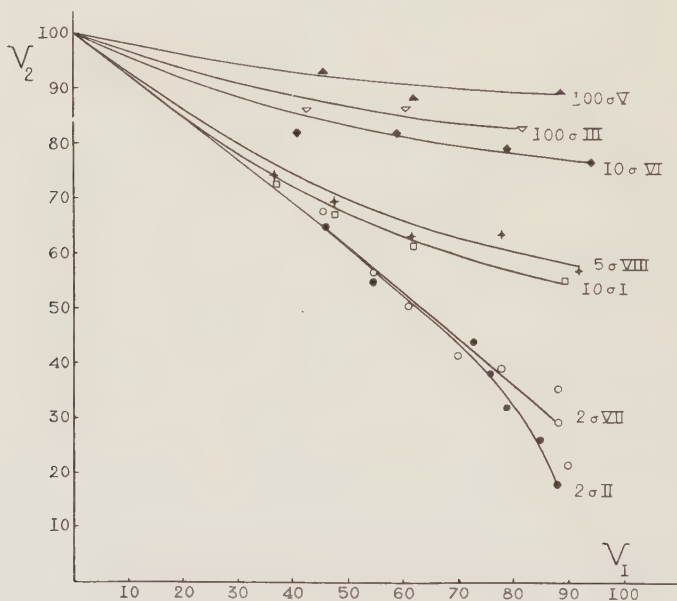


FIG. 3

échelon (V_2) est bien plus élevée dans la deuxième série de déterminations que dans la première. La décroissance de l'état d'excitation entraîné par le passage du courant constant V_1 n'intervient donc pas de la même manière aux différents moments de l'expérience. Au début, la décroissance était bien plus lente qu'à la fin.

Nous avons cherché à préciser ce fait dans l'expérience du 17 mars 1932, dans laquelle nous avons fait des déterminations de chronaxie intercalées entre celles se référant à l'excitation par ondes en échelons, afin de savoir comment se comportait

cette caractéristique vis-à-vis des modifications qui se produisent dans les lois d'excitation par ondes en échelons.

EXPÉRIENCE DU 17 MARS 1932.

Sciatique-gastrocnémien de rana esculenta.

3 h. 25. Rh. = 6,8. Chronaxie (1) = 90 φ . Rh. = 6,8.

		en % de rhéobase				
C	V	V ₃	V ₁	V ₃	V ₁	V ₂
3 h. 30. T = 2						
0	4,3	0,86				
5.000	4,8	0,96	0,48	111	55	56
7.000	4,7	0,94	0,39	109	45	64
4.000	4,9	0,98	0,545	114	62	54
3.000	5,	1,	0,625	116	72	44
2.500	5,	1,	0,666	116	77	39
2.000	5,	1,	0,714	116	83	33
1.500	5,	1,	0,77	116	89	27
0	4,2	0,84				

3 h. 37. T = 5

0	4,1	0,82				
5.000	5,1	1,02	0,51	127	63	64
10.000	4,5	0,9	0,3	112	36	76
0	4,0	0,80				
4.000	5,3	1,06	0,588	132	73	59
3.000	5,8	1,16	0,725	145	90	55
0	3,9	0,78				

3 h. 45. Rh. = 5,7. Chronaxie = 105 φ . Rh. = 5,6.

T = 10						
0	3,7	0,74				
5.000	5,0	1,	0,5	135	67	68
10.000	4,8	0,96	0,32	129	43	86
0	3,7	0,74				
4.000	5,3	1,06	0,59	143	79	64
3.000	5,6	1,12	0,7	151	94	57

3 h. 50. Rh. = 5,4. Chronaxie = 110. Rh. = 5,4.

Repos jusqu'à 4 h. 15.

4 h. 15. Rh. = 7,8. Chronaxie = 90. Rh. = 7,8

T = 2						
0	5,6	1,12				
5.000	7,2	1,44	0,72	128	64	64
10.000	6,5	1,3	0,43	116	38	78
7.000	6,6	1,32	0,55	117	49	68
4.000	7,6	1,52	0,84	135	75	60
0	5,6	1,12				
3.000	7,6	1,52	0,95	135	84	51
2.500	7,9	1,58	1,05	141	93	48
Rh. = 7,6.		Chronaxie = 85.	Rh. = 7,6.			

(1) Résultat donné en capacité chronaxique.

T = 5						
0	5,5	1,10				
5.000	8,8	1,76	0,88	157	78	79
10.000	7,1	1,42	0,47	126	42	84
7.000	7,6	1,52	0,63	135	56	79
0	5,6					
4 h. 35. Rh. = 7,5. Chronaxie = 95 Rh. = 7,7.						

T = 10						
0	5,6	1,12				
5.000	9,7	1,94	0,97	173	86	87
10.000	7,6	1,52	0,50	135	44	91
7.000	8,4	1,68	0,70	150	62	88
4.500	9,6	1,92	1,01	171	90	81
0	5,6	1,12				
5.000	9,5	1,90	0,95	170	84	86
Rh. = 7,8. Chronaxie = 90. Rh. = 7,8.						

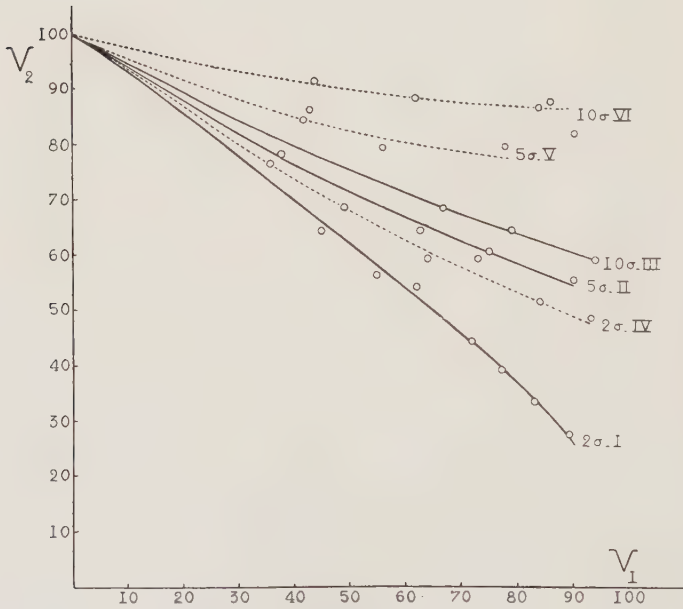


FIG. 4

La figure 4, dans laquelle nous avons groupé les chiffres expérimentaux, montre d'un seul coup d'œil l'importance de la variation des lois d'excitation par ondes en échelons au cours de la durée de l'expérience. Chaque courbe représente, comme dans le graphique précédent, les variations de V_2 (2^e échelon)

en fonction de V_1 (1^{er} échelon) pour une valeur donnée de T (intervalle de temps séparant le 2^e échelon du 1^{er}). V_1 est porté en abscisse, V_2 en ordonnée. Le premier des deux nombres accompagnant chaque courbe indique la valeur de T . Le deuxième chiffre indique la succession dans le temps des déterminations des différentes courbes. Les courbes prises au début de l'expérience (I, II, III) sont représentées en trait continu et les courbes prises après repos (IV, V et VI) en trait interrompu. Pour chaque valeur de T considéré (2, 5, 10 σ), les premières sont au-dessous des secondes. Nous trouvons donc ici, comme dans l'expérience précédente pour chaque valeur de temps considéré et chaque valeur de V_1 , une importante modification dans la valeur à donner au deuxième échelon pour provoquer la réponse du tissu. Toutes choses égales, V_2 doit être bien plus élevé à la fin de l'expérience qu'au début.

Bien que nous ayons rapporté toutes nos mesures de V_1 et de V_2 à la rhéobase, on pourrait se demander si les modifications observées pour V_2 ne sont pas de quelque façon fonction de modification de la rhéobase. Dans l'expérience présente, la rhéobase a montré une augmentation si on considère les chiffres moyens pris avant le repos comparativement aux chiffres moyens obtenus après. Dans l'expérience du 15 mars, si l'on compare les rhéobases se référant aux déterminations faites avec $T = 10 \sigma$, déterminations dans lesquelles la modification de V_2 en fonction de la durée de l'expérience était la plus importante, on observe que la rhéobase de la première courbe était 2 et celle de la deuxième 1,7 ; il y a donc eu légère diminution, tandis qu'il y a augmentation dans l'expérience du 17 mars. Or, dans les deux expériences, la modification de V_2 a été de même sens. Les variations de la rhéobase et les modifications de V_2 ne paraissent donc nullement liées. Nous retrouverons d'ailleurs plus loin des faits semblables confirmant cette indépendance. Les modifications de V_2 au cours de l'expérience indiquent que le résidu d'excitation laissé par le premier échelon est de plus en plus faible au fur et à mesure que la préparation vieillit dans les conditions expérimentales dans lesquelles nous nous sommes placé.

A ces variations importantes dans les lois d'excitations par ondes en échelons s'oppose la stabilité relative de la chronaxie ; partant de 90 φ , elle revient à la fin de l'expérience à sa valeur

primitive après avoir légèrement oscillé autour de cette valeur : 90, 105, 110, puis après le repos : 90, 85, 95, 90.

Cette variation des lois au cours de l'expérience, que nous ne prévoyions pas, nous a empêché de poursuivre notre projet de grouper V_1 , V_2 et T dans un réseau de lois. En effet, il aurait fallu encore ajouter à nos trois variables cette nouvelle que l'expérience venait de nous révéler. Aussi nous nous sommes limité à l'étude, d'ailleurs la plus intéressante du point de vue théorique, de V_2 en fonction de T , V_1 étant fixé à une valeur légèrement inférieure à la rhéobase ($V_1 = 0,9$ Rh.).

DEUXIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES.

Pour étudier les variations de V_2 en fonction de T , V_1 restant constant et égal à 0,9 rhéobase, il nous a été plus facile techniquement de faire l'étude inverse : T en fonction de V_2 , l'expérience nous ayant montré que le maniement du chronaximètre (détermination de T) est plus rapide que celui de nos boîtes de résistances (détermination de V_2).

Fixant d'abord V à 0,9 rhéobase nous donnons une certaine valeur à V_2 et nous déterminons dans ces conditions quel est le temps le plus grand pour lequel V_2 provoque la contraction du muscle au seuil. Les mesures ont été faites en allant des intervalles de temps grands, inefficaces, à des intervalles de temps plus petits, efficaces, c'est-à-dire que nous sommes toujours parti dans nos essais, pour chaque détermination, d'un intervalle de temps plus grand que celui que nous voulions mesurer. Ceci afin d'éviter un phénomène de « décalage » assez important qui se manifeste de la manière suivante : Quand on a utilisé une onde électrique entraînant une réponse, pendant un certain temps après l'intervention de cette onde, il est possible d'obtenir une réponse pour la même valeur de V_2 avec T bien plus grand. Il y a là un phénomène qui paraît présenter une certaine analogie avec le phénomène de « décalage » de l'excitation d'ouverture (Cardot et Laugier, 1920).

Pratiquement, pour réaliser ces expériences, nous avons tenu constante la somme des boîtes de résistances C et D , et égale à 9.000 ω . Quand la boîte C n'est pas court-circuitée, le cir-

cuit comprend 9.000 ω , plus la résistance de 1.000 ω , c'est-à-dire 10.000 ω . Dans ces conditions :

$$V_1 = \frac{1.000}{10.000} V \quad (1)$$

V = voltage aux bornes du réducteur de potentiel; V_1 = voltage aux bornes de la dérivation sur les 1.000 ω .

Nous déterminons la valeur de la rhéobase sur les 10.000 ω au moyen du réducteur de potentiel. Cette rhéobase étant déterminée, nous réglons le réducteur de manière à obtenir un courant égal à 0,9 rhéobase. Par exemple, si la rhéobase aux bornes de sortie du réducteur de potentiel est 6, nous fixons le réducteur à 5,4. Dans ces conditions, V_1 est égal 0,9 rhéobase.

Pour donner à V_3 , hauteur totale des 2 échelons (donc à V_2 hauteur du 2^e échelon égal à $V_3 - V_1$), une valeur quelconque, nous n'avons qu'à modifier la résistance d'une boîte par rapport à l'autre, tout en laissant leur somme constante, afin de conserver dans la suite des déterminations la même valeur à V_1 . La première boîte C étant court-circuitée, la valeur de V_3 sera :

$$V_3 = \frac{1.000}{1.000 + x} V \quad (2)$$

x étant la résistance de la boîte D restant en circuit. En modifiant la valeur de x , on peut obtenir les différentes valeurs de V_3 (donc de V_2). D'autre part, si la somme des résistances $C + x$ reste constante, V_1 restera toujours à la même valeur. Il nous faut donc trouver les valeurs de x correspondant aux différentes valeurs de V_2 qui nous intéressent dans nos expériences. Ces valeurs de V_2 , comme celles de V_1 , nous les ramènerons en % rhéobase

$$\text{Soit } V_2 = a.Rh. \text{ (Rh. = rhéobase.)} \quad (3)$$

Quelle sera la résistance à donner à la boîte D pour obtenir cette valeur de V_2 ?

$$V_2 = V_3 - V_1$$

en substituant par la valeur de V_3 dans (2)

$$V_2 = \frac{1.000}{1.000 + x} V - V_1$$

d'où nous tirons :

$$x = \frac{1.000 V}{V_1 + V_2} - 1.000$$

d'après (1), $V = 10 V_1$; d'autre part, $V_1 = 0,9 \text{ Rh.}$ et dans (3) $V_2 = a \text{ Rh.}$

en substituant et en prenant la rhéobase comme unité ($\text{Rh.} = 1$), on obtient :

$$x = 10.000 \frac{0,9}{0,9 + a} - 1.000.$$

Par exemple, pour avoir $V_2 = 40 \%$ de la rhéobase, il faut employer une résistance x pour la boîte D égale à

$$x = 10.000 \frac{0,9}{0,9 + 0,4} - 1.000 = 6.920 \omega.$$

La somme des résistances des 2 boîtes C et D devant être égale à 9.000, on devra donner à la boîte C une résistance de

$$9.000 - 6.920 = 2.080 \omega.$$

Nous avons fait une table de ces résistances à utiliser pour obtenir les différentes valeurs de V_2 de 5 en 5 % de la rhéobase.

TABLE.

$V_1 = 90$ V_2	V_3	D	C
15	105	7570	1430
20	110	7180	1820
25	115	6820	2180
30	120	6500	2500
35	125	6200	2800
40	130	5920	3080
45	135	5660	3340
50	140	5430	3570
55	145	5200	3800
60	150	5000	4000
65	155	4800	4200
70	160	4620	4380
75	165	4450	4550
80	170	4290	4710
85	175	4140	4860
90	180	4000	5000
95	185	3860	5140
100	190	3730	5270
105	195	3610	5390

V_1, V_2, V_3 en % de rhéobase. D et C résistances en ohms.

Les déterminations expérimentales sont conduites de la manière suivante :

1° Donner aux boîtes de résistances C et D les valeurs nécessaires pour obtenir telle hauteur de V_2 , suivant les indications de la table.

2° Déterminer, au moyen du réducteur de potentiel, la rhéobase (C et D étant en circuit).

3° Donner au réducteur la valeur de 0,9 rhéobase.

4° Déterminer l'intervalle de temps T le plus grand pour lequel on obtient la réponse au seuil, en commençant les essais par des temps plus longs que celui à mesurer.

5° Rechercher à nouveau la rhéobase.

Nous n'avons pas tenu compte des mesures, d'ailleurs peu nombreuses, dans lesquelles la rhéobase a varié d'une façon appréciable au cours d'une détermination de T.

Même cycle est suivi en partant des différentes valeurs de V_2 .

Expériences sur le sciatique de grenouille (rana esculenta).

1^{re} EXPÉRIENCE DU 23 AVRIL 1932 (fig. 5).

Source : 4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Le voltage est indiqué par la graduation du réducteur : 20 = 4 volts.

T = intervalle de temps en millièmes de seconde.

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
15 h. 15					4,7	110
					4,7	
	50	3,9	3,5	2		
	60	4,2	3,8	4		
	70	4,2	3,8	60		
	75	4,3	3,9	+ de 1.000		
					5,1	
					5,1	110
15 h. 30	30	4,1	3,7	— de 3		
	65	4,1	3,7	5		
	70	4,1	3,7	25		
	75	4,1	3,7	70		
	80	4,1	3,7	+ de 1.000		
15 h. 45					5,0	115
					5,0	
	75	4,1	3,7	25		
	70	4,3	3,9	6		
					5,0	115
					5,0	

16 h. 10	75	4,3	3,9	5	+ de 1.000	5,1	110
	80	4,3	3,9	8			
	85	4,3	3,9	60			
	90	4,4	4,0				
16 h. 25					+ de 1.000	5,1	105
	90	4,5	4,1				
	85	4,5	4,1	50			
	80	4,5	4,1	8			
16 h. 45					+ de 1.000	5,2	105
	90	4,5	4,1				

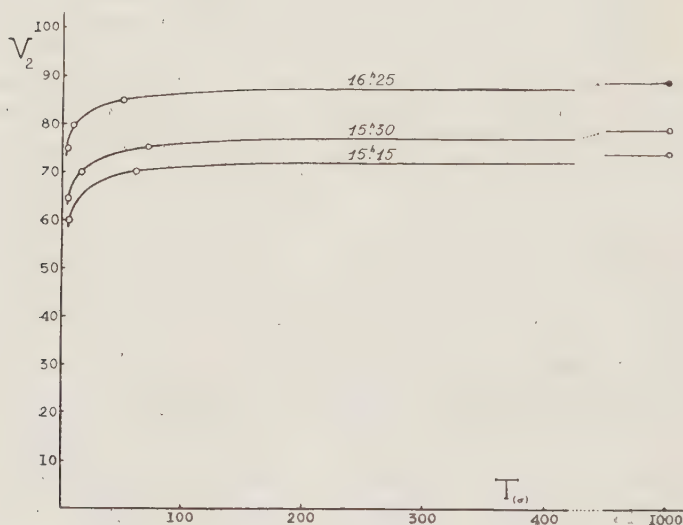


FIG. 5

Cette expérience nous indique la forme de la courbe de V_2 en fonction de l'intervalle de temps T . V_2 monte d'abord très rapidement, puis la montée se ralentit peu à peu pour être imperceptible à partir de 60 à 100 σ . On arrive à un palier qui se maintient sans changement jusqu'à des temps supérieurs à la seconde. D'autre part, au cours de l'expérience, nous retrouvons l'évolution précédemment signalée des lois $V_2 - T$, (1) quoique la chronaxie ne montre aucune modification nette.

(1) $V_2 - T$ veut dire V_2 en fonction de T .

2^e EXPÉRIENCE DU 23 AVRIL 1932 (fig. 6).

8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Mêmes notations que dans l'expérience précédente.

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh. 6,2 6,2	Chr. 65
5 h. 10	50	5,2	4,7	12		
	55	5,1	4,6	25		
	60	5,1	4,6	60		
	65	5,0	4,5	200		
	70	5,0	4,5	+ de 1.000		

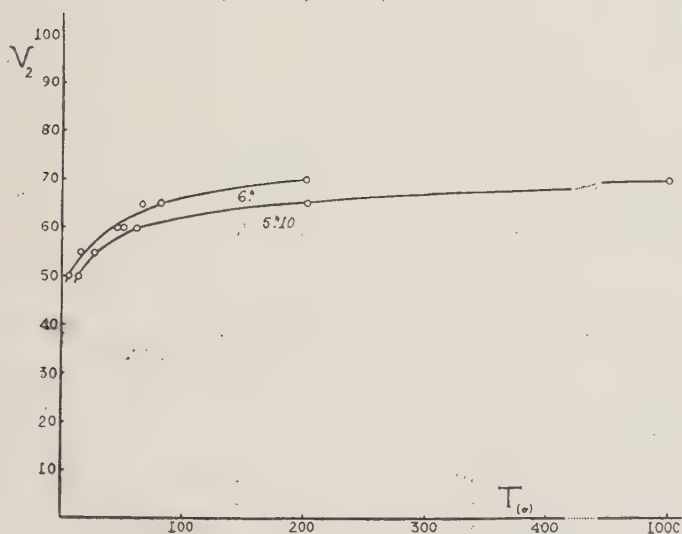


FIG. 6

5 h. 25					5,7	70
					5,7	
	70	5,0	4,5	+ de 1.000		
	65	5,0	4,5	150		
	60	5,3	4,8	30		
5 h. 45	55	5,4	4,9	15		
	50	5,4	4,9	5		
					6,1	70
					6,1	
	50	5,4	4,9	7		
	55	5,3	4,8	20		
	60	5,2	4,7	40		
	65	5,2	4,7	90		
					5,9	65
					5,8	

6 h. 00	70	5,4	4,9	200		
	65	5,4	4,9	80		
	60	5,3	4,8	50		
	55	5,3	4,8	12		
	60	5,3	4,8	45		
	65	5,3	4,8	65		
6 h. 15	70	5,5	5,0	200	6,2	70
					6,2	

Dans cette expérience, la courbe est semblable à la précédente, elle atteint son plateau dans un temps légèrement plus long. Au cours de l'expérience, qui d'ailleurs a été d'assez courte durée, la loi d'excitation par ondes en échelons n'a subi que très peu de modifications.

Mais l'expérience suivante va nous montrer une évolution considérable de cette loi.

Notons, en ce qui concerne les deux préparations du 23 avril, que le premier sciatique de chronaxie plus grande que le second (1^{er} = 110 ; 2^e = 70) présentait une évolution de V_2 sensiblement plus rapide et plus ample.

EXPÉRIENCE DU 25 AVRIL 1932 (fig. 7).

4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Mêmes notations que dans les expériences précédentes.

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
15 h. 30					9,3	110
					9,3	
	65	8,0	7,2	+ de 1.000		
	55	7,8	7,0	+ de 1.000		
	45	7,6	6,8	15		
	50	7,5	6,7	65		
	55	7,1	6,4	110		
	60	7,0	6,3	500		
15 h. 50	65	7,0	6,3	+ de 1.000		
					7,1	120
					7,1	
	60	6,0	5,4	90		
	55	6,0	5,4	70		
16 h. 00	50	6,0	5,4	22		
	45	5,8	5,2	6		
					6,5	125
					6,4	
	45	5,5	5,0	7		
	50	5,4	4,9	12		
	55	5,3	4,8	35		
	60	5,3	4,8	70		
	65	5,3	4,8	300		

16 h. 15					5,6	130
					5,6	
	65	4,6	4,1	65		
	70	4,6	4,1	+ de 1.000		
	60	4,4	3,9	15		
	55	4,4	3,9	5		
16 h. 35					5,0	120
					4,9	
	55	4,3	3,8	3		
	60	4,3	3,8	15		
	65	4,2	3,7	25		
	70	4,3	3,8	110		
	75	4,4	3,9	+ de 1.000		
					4,9	120
					4,9	

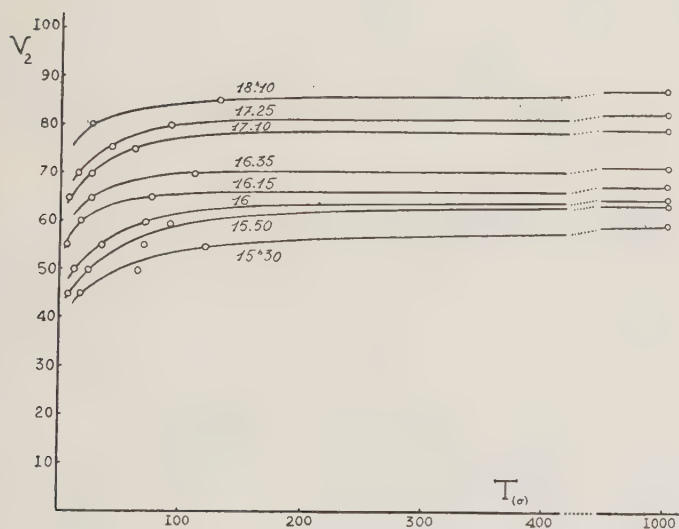


FIG. 7

17 h. 10	75	3,7	3,3	60		
	70	3,7	3,3	25		
	65	3,4	3,0	4		
					4,2	120
					4,2	
17 h. 25	85	3,6	3,2	+ de 1.000		
	80	3,6	3,2	90		
	75	3,6	3,2	40		
	70	3,6	3,2	15		
	65	3,6	3,2	4		
					4,0	125
					4,0	

18 h. 10	80	3,6	3,2				
	80	3,5	3,1		25		
	85	3,5	3,1		130		
	90	3,5	3,1	+	de 1.000		
						4,0	120
						3,9	

La chronaxie s'est maintenue pendant près de 3 heures sensiblement constante alors que V_2 a varié dans de très larges limites. Au début, le plateau est atteint pour une valeur de la deuxième marche égale à 0,55, puis, peu à peu, cette valeur augmente jusqu'à atteindre 0,90. La rhéobase a baissé très notablement dans la première partie de l'expérience pendant que la valeur limite de V_2 (plateau atteint) augmentait. Dans la deuxième partie de l'expérience, la rhéobase s'est maintenue sensiblement constante, tandis que la valeur limite de V_2 continuait à croître. Nous ne trouvons donc, ici encore, aucune liaison entre les variations de la rhéobase et celles de la loi $V_2 - T$.

EXPÉRIENCE DU 26 AVRIL 1932 (fig. 8).

4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.
Mêmes notations que dans les expériences précédentes.

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
14 h. 45					8,9	110
					9,0	
	60	7,6	6,8	+	de 1.000	
	45	7,0	6,3	+	de 1.000	
	35	6,8	6,1		90	
	40	6,7	6,0	+	de 1.000	
15 h. 00					5,9	120
					5,9	
	35	4,8	4,3		3	
	50	4,8	4,3		800	
	55	4,9	4,4	+	de 1.000	
	45	5,1	4,6		100	
	40	4,9	4,4		20	
15 h. 20					5,3	130
					5,3	
	50	4,0	3,6		12	
	55	4,0	3,6		45	
	60	4,0	3,6		140	
	65	4,0	3,6	+	de 1.000	
					4,7	130
					4,6	

15 h. 55

65	4,5	4,0	25
70	4,6	4,1	80
75	4,6	4,1	+ de 1.000
70	4,6	4,1	70
65	4,6	4,1	30
60	4,6	4,1	10

5,0 120
5,0

16 h. 10

5,5 120
5,5

16 h. 30

65	5,6	5,1	300
60	5,6	5,1	100
55	5,6	5,1	40
50	5,6	5,1	6

6,1 115

6,6 100
6,6

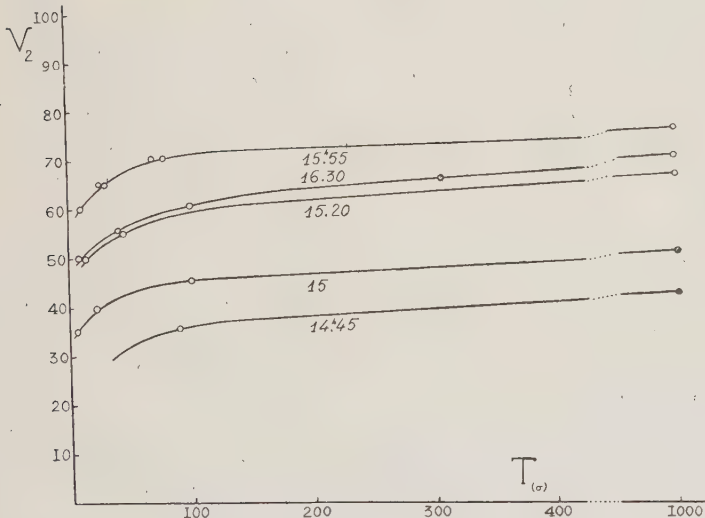


FIG. 8

Ici encore, grande variation des lois $V_2 - T$: la valeur limite de V_2 atteint vers 15 h. 55 près du double de sa valeur primitive. Les points obtenus à 16 h. 30 sont au-dessous de ceux déterminés à 15 h. 55. Nous n'avons pas retrouvé dans l'ensemble de nos expériences de faits semblables. Nous indiquons la possibilité d'une modification inverse de V_2 sans pouvoir

apporter d'autre matériel expérimental à ce sujet. La rhéobase a baissé jusqu'à la courbe de 15 h. 20 et remonté ensuite. La chronaxie a subi une légère fluctuation de sens inverse. Ces fluctuations ne coïncident pas avec celles de V_2 qui continue à augmenter dans la courbe de 15 h. 55.

Les constatations que nous venons de faire sur les sciatiques de grenouille peuvent être résumées de la manière suivante : Dans l'excitation par ondes à 2 échelons, le premier échelon (V_1) étant égal à 0,9 Rh., la valeur du deuxième échelon (V_2), nécessaire pour obtenir la réponse du tissu au seuil, varie avec l'intervalle de temps T qui sépare l'établissement des 2 échelons. Quand T augmente en partant de 0 (1), V_2 commence par augmenter d'abord très rapidement, puis plus lentement et enfin d'une façon insensible à partir de valeurs de T voisines de 100 σ . Pour des intervalles de temps très grands par rapport à la rapidité du tissu en expérience (1 à 5 secondes), le deuxième échelon a toujours une valeur inférieure à la rhéobase. Dans nos expériences elle a varié, selon les préparations, de 0,4 à 0,9 Rh. Le premier échelon a donc toujours laissé au bout de temps très longs pour le tissu considéré un résidu d'excitation.

Au cours de l'expérience, on constate en général une modification très importante de la loi $V_2 - T$. La valeur de V_2 pour chaque intervalle T considéré augmente, dans les conditions d'expériences dans lesquelles nous nous sommes placé, au fur et à mesure que la préparation vieillit (variation de 0,4 à 0,75 Rh. dans la préparation du 26 avril, de 0,55 à 0,90 dans celle du 25 avril). Les variations de la rhéobase et celles de la chronaxie (cette dernière étant restée relativement stable dans nos expériences) ne sont pas liées intimement à celles des lois $V_2 - T$. Il paraît donc y avoir une certaine indépendance entre les lois d'excitation par décharges de condensateurs dont les caractéristiques sont la rhéobase et la chronaxie et celles obtenues par les ondes à 2 échelons. Ceci, tout au moins en ce qui concerne la hauteur du deuxième échelon pour les intervalles de temps très longs que l'on peut, en quelque sorte, considérer comme une « rhéobase » de l'excitation par ondes à 2 échelons. Pour

(1) Pour $T = 0$, $V_2 = 0,1$ Rh.

ce qui se rapporte au facteur chronologique de ces dernières, nous avons pensé qu'il pourrait être déterminé plus facilement sur un tissu plus lent que le sciatique de grenouille. C'est pourquoi nous avons poursuivi de la même manière que celle indiquée précédemment des déterminations expérimentales sur le sciatique de crapaud.

Expériences sur le sciatique de crapaud (bufo vulgaris).

EXPÉRIENCE DU 29 AVRIL 1932 (fig. 9).

4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
15 h. 00					9,7 9,7	115
	15	9,0	8,1	1		
	20	9,2	8,3	3		
	25	9,3	8,4	4		
	30	9,3	8,4	7		
	35	9,2	8,3	15		
	40	9,3	8,4	25-30		
	45	9,2	8,3	40		
	50	9,1	8,2	55-60		
	55	9,1	8,2	75-80		
	60	9,1	8,2	90		
	65	9,0	8,1	110		
	70	9,0	8,1	160		
	65	8,9	8,0	85		
	60	8,9	8,0	60-65		
	55	8,9	8,0	45		
	50	8,9	8,0	30		
	45	8,9	8,0	25		
	40	8,9	8,0	15		
	35	8,9	8,0	9		
	30	8,9	8,0	4		
	25	8,8	7,9	2		
16 h. 00					9,5 9,5 9,5	120 110

Au cours de l'expérience, bien qu'elle ait été menée avec toute la célérité compatible avec le maximum de précision que peuvent comporter de telles mesures, la loi $V_2 - T$ s'est modifiée dans le même sens que sur le sciatique de grenouille. Afin d'obtenir une courbe dans laquelle cette modification inter-

viennent au minimum, nous avons mené cette expérience et les suivantes en faisant sans interruption les mesures en partant de V_2 le plus petit et en augmentant progressivement sa valeur, puis en revenant ensuite en chemin inverse au point de départ. En faisant la moyenne des valeurs obtenues pour les intervalles de temps correspondant à chaque valeur de V_2 en montant et en descendant, nous obtenons des chiffres à partir desquels nous pourrions construire une courbe moyenne dans

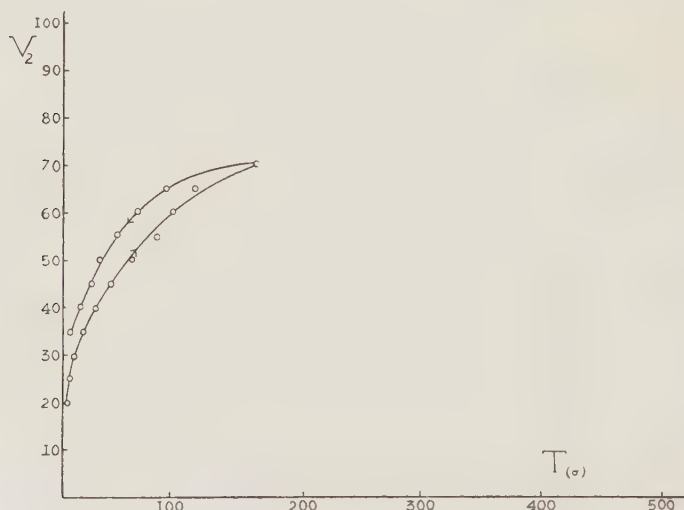


FIG. 9

laquelle le facteur modification de V_2 au cours de l'expérience sera amoindri. Nous résumerons plus loin en un tableau les courbes moyennes ainsi obtenues sur différentes préparations de sciatique de crapaud (fig. 17).

Dès cette première expérience sur le sciatique de crapaud, nous observons que la croissance de V_2 en fonction de l'intervalle de temps T est bien plus lente que celle obtenue sur le sciatique de grenouille. Nous n'avons opéré dans la présente expérience que dans des temps inférieurs à 160σ , mais nous pouvons déjà remarquer que, pour ces temps, la courbe $V_2 - T$ monte encore rapidement, alors que, sur le sciatique de grenouille, le palier était sensiblement atteint. D'autre part, dans

les temps courts, la montée de la courbe est bien moins abrupte. L'évolution du résidu d'excitation laissé par V_1 paraît donc, dès cette première expérience, plus lente sur le sciatique de crapaud que sur celui de grenouille.

En ce qui concerne la chronaxie, nous l'avons trouvée sur cette préparation égale à 110-120 φ . Des valeurs semblables (110 à 130) nous ont été données par les préparations de sciatique de grenouille des 23-25-26 avril, dans lesquelles la courbe $V_2 - T$ était très différente. Il n'apparaît donc pas de relation entre la rapidité d'évolution du reste d'excitation laissé par V_1 et la caractéristique chronologique de l'excitation par décharges de condensateurs.

Sur cette préparation comme sur les suivantes, nous avons pris également une loi complète d'excitation par décharges de condensateurs, dont nous commenterons les résultats dans un chapitre ultérieur (pp. 74-75).

Capacité (mf)	Voltage	C. V	C. V ²
10,	4,6	46,	211,
5,	4,7	23,5	110,
1,	5,3	5,3	28,1
0,7	5,5	3,85	21,2
0,5	5,9	2,95	17,4
0,3	6,8	2,04	13,9
0,2	7,6	1,52	11,5
0,15	8,4	1,26	10,6
0,1	9,65	0,965	9,3
0,07	11,0	0,77	8,5
0,05	12,5	0,625	7,8
0,03	15,9	0,477	7,6
0,02	19,7	0,394	7,8
10,	4,5		

EXPÉRIENCE N° 1 DU 2 MAI 1932.

Excitation par ondes à 2 échelons (fig. 10).
4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
15 h. 00					6,7	160
					6,8	
	20	5,7	5,1	3		
	30	5,7	5,1	10		
	40	4,9	4,4	15		
	50	4,8	4,3	20		
	60	4,6	4,1	30		

15 h. 15	70	4,4	3,9	40-45		
	80	4,4	3,9	65		
	100	4,6	4,1	+ de 1.000		
	90	4,6	4,1	150		
	80	4,6	4,1	50		
	70	4,6	4,1	30-35		
	60	4,6	4,1	18		
	50	4,6	4,1	5		
15 h. 30					5,5	140
					5,5	

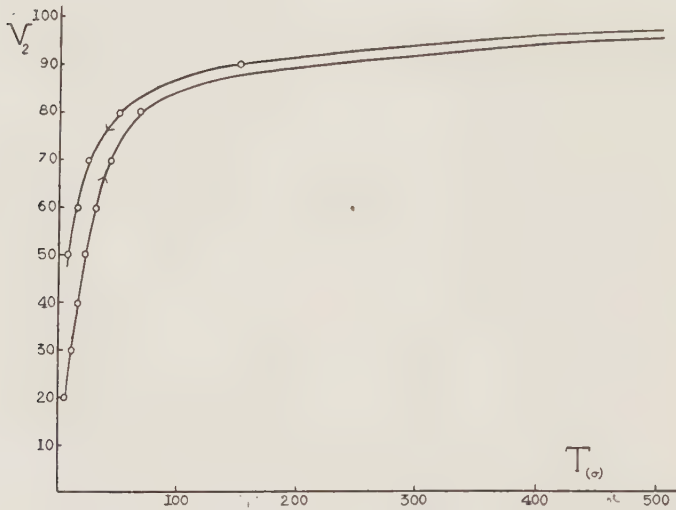


FIG. 10

Excitation par décharges de condensateurs.
4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Capacité	Voltage	C.V	C.V ²
10,	5,5	55,	302,
5,	5,6	28,	157,
1,	6,5	6,5	42,2
10,	5,5		
1,	6,5		
0,7	6,9	4,83	33,3
0,5	7,4	3,7	27,4
0,3	8,65	2,59	22,4
0,2	10,0	2,	20,
0,1	13,9	1,39	19,3
0,07	16,5	1,15	19,0
0,05	19,8	0,99	19,6
(*) 0,04	23,4	0,936	21,9

(*) 8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

0,03	27,8	0,834	23,2
0,02	36,2	0,724	26,2
0,018	39,8	0,716	28,5
10,	5,7		

EXPÉRIENCE N° 2 DU 2 MAI 1932.

Excitation par ondes à 2 échelons (fig. 11).

Heure	V ²	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
17 h. 15					6,4	145
					6,4	
	40	5,1	4,6	80-85		
	30	5,0	4,5	50		
	20	4,8	4,3	8		
17 h. 30	15	4,7	4,2	5		
	25	4,6	4,1	20		
	30	4,6	4,1	40		
	35	4,6	4,1	50		
	40	4,4	3,9	75-80		
	35	4,3	3,8	40		
	30	4,	3,6	25		
17 h. 45	25	4,	3,6	3		
	30	4,1	3,7	7		
	35	4,1	3,7	12-15		
	40	4,1	3,7	25		
	45	4,1	3,7	30		
	50	4,1	3,7	50-55		
	55	4,1	3,7	65-70		
18 h. 00	60	4,1	3,7	70-80		
	65	4,1	3,7	110		
					4,7	155
					4,7	

Dans ces deux expériences du 2 mai, nous retrouvons la modification de la loi $V_2 - T$ au cours de l'expérience, modification particulièrement importante et rapide sur la deuxième expérience. Sur cette dernière, la chronaxie prise avant et après les déterminations des lois $V_2 - T$ s'est montrée sensiblement la même : 145 au début, 155 à la fin. Les modifications de l'évolution de l'état d'excitation indiquées par les lois $V_2 - T$ n'ont donc eu, ici encore, aucune influence notable sur la caractéristique chronologique des lois d'excitation par décharges de condensateurs. Notons d'autre part à ce sujet que les lois $V_2 - T$ ont été très différentes dans les deux préparations : elles

ont toujours été dans la deuxième expérience au-dessous de celles fournies par la première. Les chronaxies sont cependant de valeurs semblables dans les deux expériences : 160 et 140 dans la première, 145 et 155 dans la deuxième.

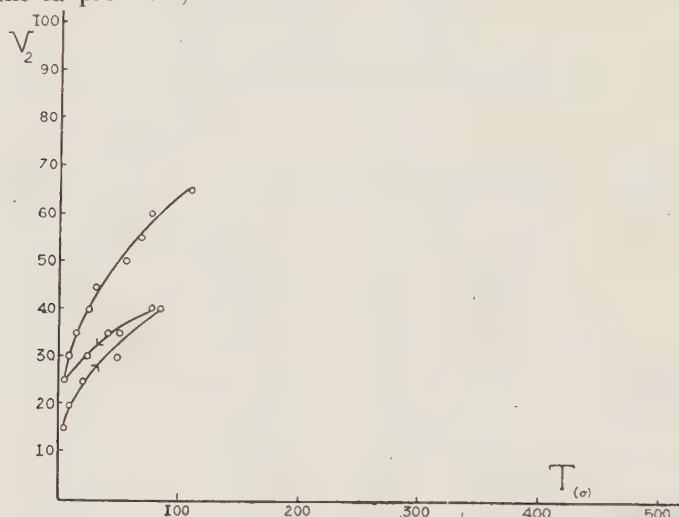


FIG. 11

EXPÉRIENCE DU 6 MAI 1932.

Excitation par ondes à 2 échelons (fig. 12).
4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Heure 16 h. 30	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh. 5,3 5,4	Chr. 190
	20	4,5	4,0	— de 2		
	30	4,8	4,3	2		
	50	4,9	4,4	8		
	60	4,9	4,4	15		
	70	5,0	4,5	25-30		
	80	5,1	4,6	80		
	90	5,1	4,6	200		
	95	5,2	4,7	400		
	90	5,5	5,0	150		
	80	5,5	5,0	55-60		
	70	5,6	5,1	20-25		
	60	5,6	5,1	7		
	50	5,7	5,2	4		
					6,8 6,8	140

Au cours de cette expérience, la loi $V_2 - T$ n'a montré que très peu de variation ; tandis que la chronaxie a subi une baisse assez importante : de 190 à 140.

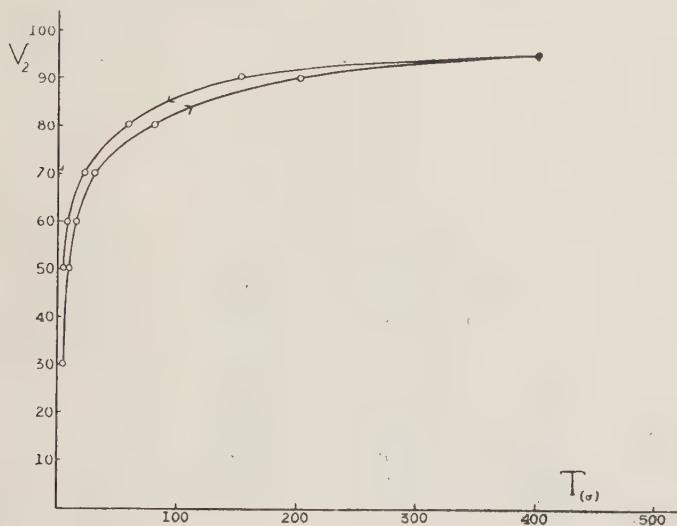


FIG. 12

Excitation par décharges de condensateurs.
16 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Capacité	Voltage	C.V	C.V ²
10,	1,9		
1,	2,1	2,1	4,41
0,7	2,3	1,61	3,70
0,5	2,4	1,2	2,88
0,3	2,8	0,84	2,35
0,23	3,1	0,712	2,2
0,15	3,7	0,555	2,05
0,1	4,4	0,44	1,95
0,07	5,2	0,36	1,87
0,05	6,	0,3	1,8
0,03	8,1	0,243	1,97
0,02	10,2	0,204	2,08
0,01	10,9	0,169	2,85
0,008	19,8	0,158	3,13
10,	2,		

EXPÉRIENCE DU 9 MAI 1932.

Excitation par ondes à 2 échelons (fig. 13).

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
14 h. 30					6,1	180
					6,1	
	40	5,4	4,9	40		
	30	5,4	4,9	8		
	50	5,4	4,9	90		
14 h. 45	60	5,5	5,0	150		
	70	5,5	5,0	210		
	80	5,3	4,8	320		
	85	5,3	4,8	500		
	90	5,3	4,8	+ de 1.000		
	80	5,3	4,8	250		
	75	5,3	4,8	180		
	70	5,3	4,8	140		
	65	5,3	4,8	110		
	60	5,3	4,8	90		
15 h. 15	55	5,3	4,8	70-80		
	50	5,3	4,8	55-60		
	45	5,3	4,8	45		
	40	5,3	4,8	35		
15 h. 30					6,1	185
					6,2	

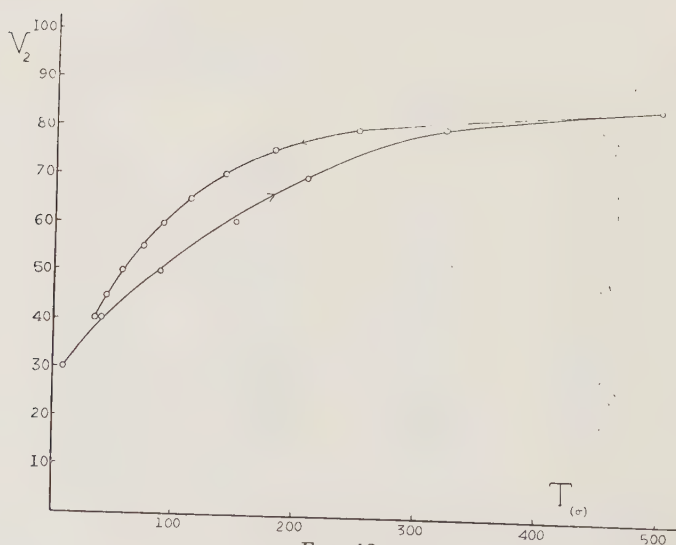


FIG. 13

Excitation par décharges de condensateurs.
16 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Capacité	Voltage	C.V	C.V ²
10,	1,5	15,	22,5
5,	1,6	8,	12,8
1,	1,9	1,9	3,61
0,7	2,	1,4	2,8
0,5	2,1	1,05	2,2
0,3	2,4	0,72	1,72
0,2	2,9	0,58	1,68
0,15	3,4	0,51	1,73
0,10	4,1	0,41	1,68
0,07	5,	0,35	1,75
0,05	6,1	0,30	1,86
0,03	8,1	0,24	1,97
0,02	10,9	0,22	2,38
0,015	13,5	0,20	2,73
0,01	18,2	0,18	3,30
10,	1,5		

EXPÉRIENCE DU 10 MAI.

Excitation par ondes à 2 échelons (fig. 14).

Heure	V ₂	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
15 h. 15					5,7	175
					5,7	
	40	4,4	3,9	120		
	30	4,3	3,8	70		
	20	4,3	3,8	8		
15 h. 30	40	4,	3,6	120		
	50	4,	3,6	150-200		
	60	4,	3,6	250		
	70	4,	3,6	500		
15 h. 45	60	3,8	3,4	250		
	50	3,8	3,4	150-200		
	40	3,8	3,4	120		
	30	3,8	3,4	60-65		
16 h. 00	25	3,8	3,4	5		
	70	3,6	3,2	500		
	80	3,6	3,2	+ de 1.000		
	85	3,5	3,1	+ de 5.000		
16 h. 15					3,9	165
					3,9	

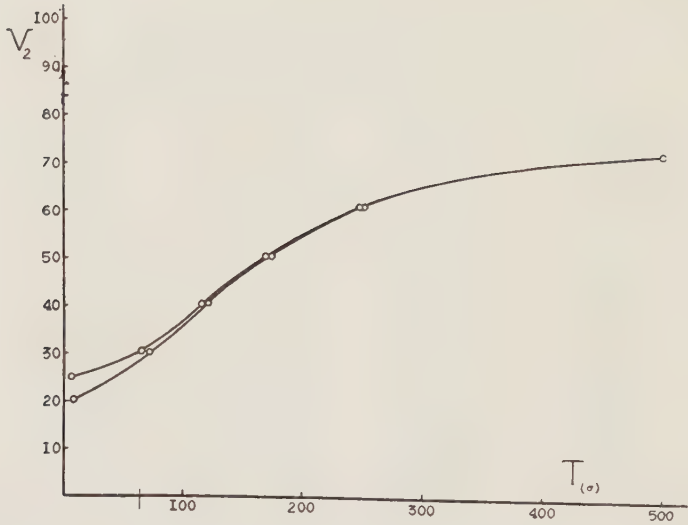


FIG. 14

Excitation par décharges de condensateurs.
30 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Capacité	Voltage	C.V	C.V ²
10,	1,2	12,	14,4
5,	1,2	6,	7,2
1,	1,4	1,4	2,0
0,5	1,6	0,8	1,3
0,3	1,9	0,57	1,1
0,2	2,2	0,44	1,
0,15	2,6	0,39	1,
0,10	3,1	0,31	1,
0,05	4,5	0,22	1,
0,03	6,3	0,19	1,2
0,02	8,5	0,17	1,4
0,01	14,8	0,15	2,2
0,008	17,9	0,14	2,6
10,	1,2		

EXPÉRIENCE N° 1 DU 11 MAI 1932.

Excitation par ondes à 2 échelons (fig. 15).
4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Heure	V_2	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
15 h. 30					5,5	120
					5,5	
	50	4,8	4,3	2		
	60	4,8	4,3	5		
	70	5,	4,5	8-10		
	80	5,	4,5	25		
	90	5,	4,5	90		
	95	5,	4,5	+ de 500		
	90	5,	4,5	100		
	80	5,	4,5	20		
	70	5,1	4,6	7		
	60	5,1	4,6	2		
					6,2	115
					6,2	

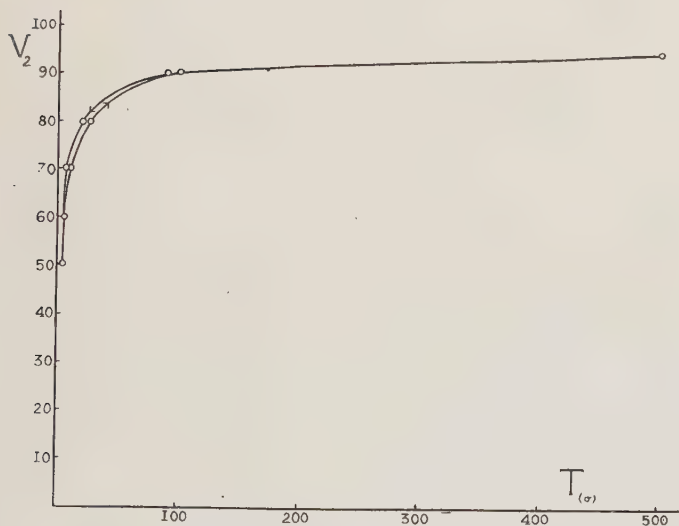


FIG. 15

A remarquer dans cette expérience que V_2 se montre élevé même pour T relativement petit, si l'on fait la comparaison avec les autres expériences sur le même tissu. La chronaxie est également relativement petite 120-115. Nous avons déjà

trouvé sur la préparation du 29 avril des chiffres semblables pour la chronaxie ; mais la loi $V_2 = T$ était très différente, d'évolution bien plus lente.

Excitation par décharges de condensateurs.
26 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Capacité	Voltage	C.V	C.V ²
10,	1,1	11,	12,1
0,5	1,5	0,75	1,12
0,3	1,6	0,48	0,77
0,2	1,7	0,34	0,58
0,15	1,9	0,28	0,54
0,1	2,3	0,23	0,53
0,05	3,	0,15	0,45
0,03	3,9	0,12	0,46
0,02	4,8	0,096	0,46
0,01	7,7	0,077	0,59
0,007	10,3	0,072	0,72
0,005	12,9	0,065	0,84
0,004	16,4	0,065	0,95
10,	1,2		

EXPÉRIENCE N° 2 DU 11 MAI 1932.

Excitation par ondes à 2 échelons (fig. 16).
4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Heure	V ₂	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
					Rh.	Chr.
17 h. 30					4,8	180
					4,9	
	30	4,1	3,7	+ de 400		
	25	3,5	3,2	70		
	20	3,5	3,2	40		
17 h. 50	15	3,5	3,2	15		
	20	3,5	3,2	10		
	30	3,6	3,3	50		
	40	3,6	3,3	120		
	50	3,6	3,3	200		
	55	3,7	3,4	250		
	60	3,8	3,4	400		
	65	3,8	3,4	700		
	70	3,8	3,4	+ de 1.000		
	60	3,8	3,4	250		
	50	4,	3,6	150		
	40	4,1	3,7	70		
	30	4,1	3,7	8		
					4,7	180
					4,7	

Les chiffres obtenus pour V_2 au début de cette expérience sont les plus bas rencontrés dans nos expériences sur ce tissu. Ils se sont d'ailleurs élevés rapidement. La chronaxie prise avant et après les déterminations de V_2 n'a montré aucun changement.

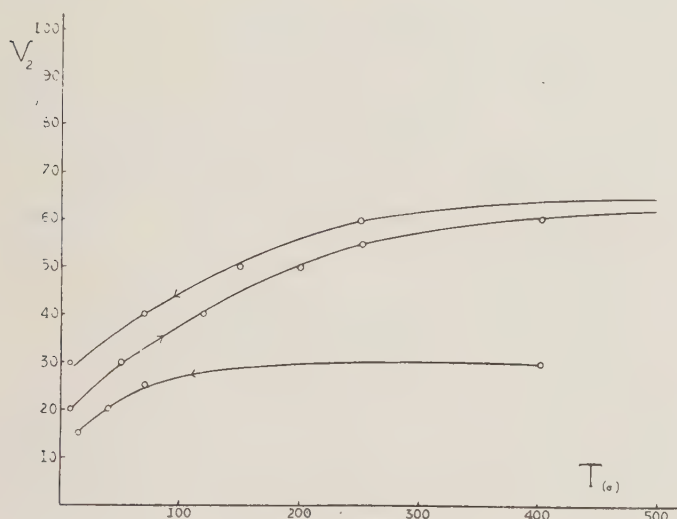


FIG. 16

En résumé, sur nos préparations de sciatique de crapaud, l'évolution de V_2 en fonction de l'intervalle T a été en général bien plus lente que celle constatée sur le sciatique de grenouille. Cette loi $V_2 - T$ a subi, au cours des expériences, les mêmes modifications que celles signalées précédemment : au fur et à mesure que le temps s'écoule pour un intervalle T déterminé et en prenant le premier échelon égal à $0,9 \text{ Rh.}$, il est nécessaire de faire V_2 de plus en plus grand pour obtenir la réponse du tissu.

En rassemblant dans un graphique (fig. 17) les courbes moyennes obtenues sur les différents sciatiques de crapaud, on peut se rendre compte des variations considérables des lois $V_2 - T$ sur des préparations différentes d'un même tissu. Nous aurions pu, à partir de ces courbes, déterminer un coefficient chronologique, une durée de demi-évolution, par exemple ; nous avons pensé que l'examen des courbes elles-mêmes est

plus significatif. L'indication de la chronaxie et de la rhéobase correspondant à chaque préparation, le long de la courbe $V_2 - T$ afférente, montre une fois de plus l'indépendance de ces différentes valeurs sur un tissu considéré.

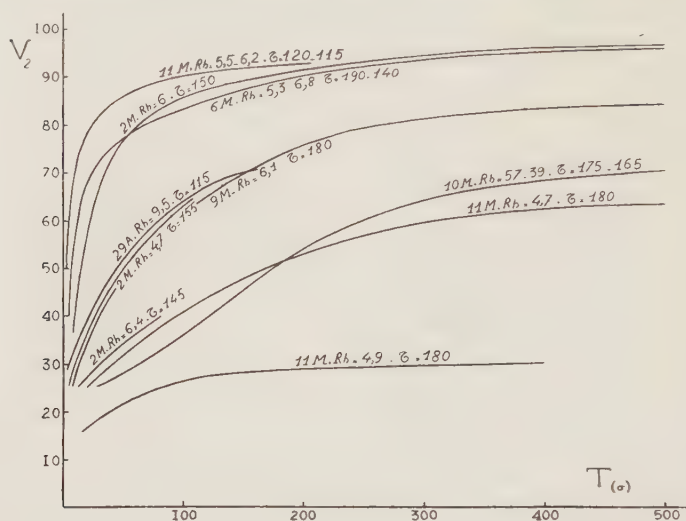


FIG. 17

ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LES LOIS D'EXCITATION PAR ONDES A 2 ÉCHELONS.

Erlanger et Blair (1931) ont étudié cette action avec le dispositif dont nous avons déjà parlé (p. 19). Ils ont montré que l'angle formé par le plateau et le début de la décroissance de leur courbe d'irritabilité se situait dans les temps d'autant plus grands que la température était plus basse. Sur le sciatique de grenouille, dans leurs expériences, la descente commence en général vers 2 à 3 σ à 12°2, tandis qu'elle débute vers la fin du premier σ à 24°4. Les auteurs ont insisté sur les difficultés qu'ils ont rencontrées dans les déterminations. Ils ont d'ailleurs observé, sur certaines préparations, des faits assez différents : « *In other experiments the fluctuation have been wider; to such a degree, even, as occasionally to yield negative temperature coefficients.* » Nos expériences se sont montrées également très délicates et, malgré le nombre de préparations

que nous avons fait sur ce point, nous n'en rapporterons que deux seulement qui nous ont donné des chiffres avec rhéobase relativement stable. Nous nous sommes d'ailleurs heurtés à une modification de la loi $V_2 - T$ semblable à celle déjà signalée en fonction de la durée de l'expérience. Dans les présentes recherches, cette modification s'est présentée brusquement et d'une façon fort importante lorsque nous avons refroidi nos préparations. Pour modifier la température des tissus en expérience, nous nous sommes servi d'un dispositif semblable à celui décrit par Cardot et Laugier (1912) et repris par Dériaud (1929), consistant à faire passer dans un tube de verre placé sous la cathode, contre le nerf, un courant d'eau de température modifiable.

EXPÉRIENCE DU 30 MAI 1932 (fig. 18).

Sciatique gastrocnémien de bufo vulgaris.
8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Heure	t°	V ₂	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
						Rh.	Chr.
15 h. 00	18°					2,9	135
						2,9	
		60	2,4	2,1	+ de 1.000		
		30	2,4	2,1	10		
		40	2,4	2,1	25-30		
		50	2,4	2,1	60		
		60	2,4	2,1	200		
15 h. 20	10°					2,4	190
						2,4	
		60	2,	1,7	5		
		70	1,9	1,6	10		
		80	2,	1,7	15		
		90	2,1	1,8	20		
		100	2,	1,7	200		
15 h. 35	18°	100	2,4	2,1	+ de 1.000		
		90	2,5	2,2	50		
		80	2,5	2,2	30		
		70	2,4	2,1	8		
		90	2,4	2,1	50		
						2,8	140
						2,9	

Coïncidant avec le refroidissement de la préparation (sous la cathode), nous constatons une modification de la loi $V_2 - T$

de même sens que celle notée au cours des expériences précédentes ; mais jamais elle n'avait atteint cette brusquerie et cette importance. Lorsque la préparation a été réchauffée, la courbe $V_2 - T$ passe légèrement au-dessous de celle obtenue à froid, tout en restant cependant bien au-dessus de celle réalisée primitivement dans les mêmes conditions de température.

Il se trouve que sur cette préparation, rhéobase et chronaxie déterminées à la même température avant et après l'action du froid sont de valeurs semblables. Cependant, comme nous venons de l'indiquer, la loi d'excitation par ondes à 2 échelons a été profondément modifiée.

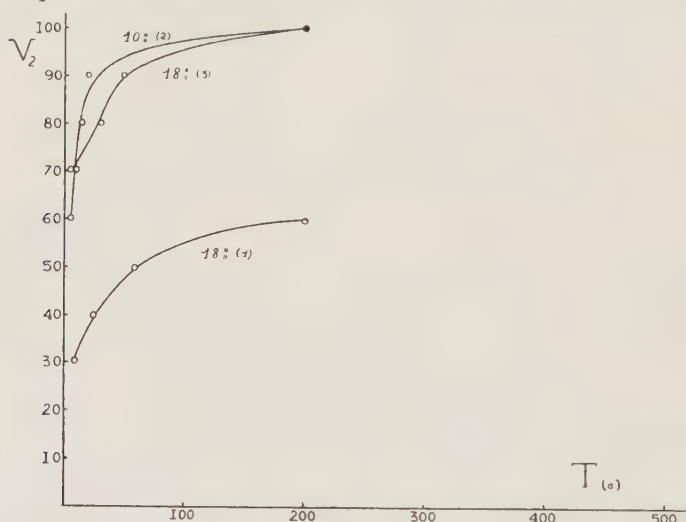


FIG. 18

EXPÉRIENCE DU 1^{er} JUIN 1932 (fig. 19).

Préparation sciatique gastrocnémien de bufo vulgaris.

8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

Heure	t°	V ₂	Rh.	0,9 Rh.	T	Circuit Chronaxie	
						Rh.	Chr.
16 h. 10	18°	60	2,6	2,3	+ de 1.000	3,1	170
		40	2,5	2,2	600	3,1	
		30	2,5	2,2	70		
		20	2,5	2,2	30		
						2,9	175
						2,9	

16 h. 30	10°				2,5	240
					2,5	
		60	2,	1,8		30
		70	1,8	1,6		60
		80	2,	1,8		200
16 h. 45	25°				3,7	140
					3,8	
		70	3,2	2,9		150
		60	4,0	3,6		70
		50	4,	3,6		10

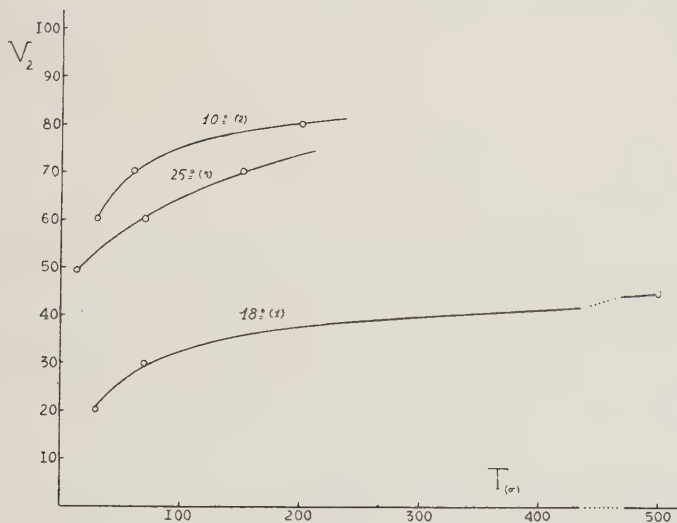


FIG. 19

Même modification brusque de la loi $V_2 - T$ sous l'action du froid. Après réchauffement à 25°, la loi passe au-dessous de celle obtenue à froid, tout en restant bien au-dessus de celle établie primitivement à 18°.

Erlanger et Blair n'ont pas signalé la modification de l'évolution de l'état d'excitation avec la durée de l'expérience, non plus que celle que nous venons d'observer sous l'action du froid. Leur méthode ne leur permettrait pas de comparer leurs différentes séries de chiffres. Peut-être trouverait-on dans ces faits une explication des déplacements vers les temps plus courts sous l'action du froid de l'angle formé par la fin du plateau et le début de la décroissance de leur courbe d'excitation, déplacements qui ont conduit Erlanger et Blair à parler

de coefficients thermiques négatifs. L'action de la température sur les processus d'excitabilité nous paraît plus complexe qu'on ne l'a envisagée jusqu'à présent. A des changements de vitesses d'évolution s'ajoutent des modifications dans l'amplitude de cette évolution. Les points de repère pris sur la courbe d'évolution de l'excitabilité, comme l'angle de Erlanger et Blair, sont fonction de ces deux facteurs. Sous l'action de modifications de température de même sens, cet angle peut être porté vers les temps plus courts ou vers les temps plus longs, suivant que l'action de l'un ou de l'autre facteur l'emporte.

SUR LA FORME GÉNÉRALE DE LA LOI D'EXCITATION
PAR ONDES A 2 ÉCHELONS.

Les lois expérimentales que nous avons établies, différentes dans le détail, présentent le caractère général suivant : Quand on se place au-dessus du temps utile (de l'excitation par ondes rectangulaires), un courant constant passant dans un tissu excitable entraîne une modification dans l'état d'excitabilité qui varie avec le temps. Après une croissance rapide, dont la loi est donnée par l'excitation par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs, elle décroît ensuite. Le début de cette décroissance est très rapide, puis, progressivement, elle se poursuit de plus en plus lentement pour s'annuler, laissant pour les temps très longs un certain niveau constant d'excitabilité situé au-dessus du niveau primitif existant avant toute action du courant. Cette conclusion n'est pas en accord avec celle de Strohl (1923) qui pense que pour les temps longs l'état d'excitation décroît progressivement au-dessous de sa valeur initiale. Erlanger et Blair concluent comme nous à un reste d'excitation. Strohl, ainsi que nous l'avons déjà signalé, a pris le problème de la manière suivante : il envoie dans la préparation un courant légèrement inférieur à la rhéobase (I_1), puis il augmente à un moment donné (intervalle T) le courant d'une valeur égale à la rhéobase (I_2) et il détermine le temps de passage du courant (t) sous ce nouveau voltage, juste nécessaire pour provoquer la réponse. En étudiant la valeur de ce temps (t) en fonction de l'intervalle T qui s'écoule entre l'établissement primitif du courant et son augmentation (I_2), il

constate ceci : Quand $T = 0$, t a une certaine valeur. Quand T croît, t diminue, d'abord, puis passe par un minimum, augmente ensuite progressivement jusqu'à devenir plus grand que pour $T = 0$. Strohl en conclut que pour les temps longs de passage d'un courant constant l'état d'excitation décroît au-dessous de sa valeur primitive. Mais pour que cette conclusion fût valable, il aurait fallu prouver qu'il y a proportionnalité entre t et l'état d'excitation. Ce qui peut être mis en doute quand on se souvient de l'effet du catélectrotonus qui mène sur le chemin de l'excitation tout en augmentant la chronaxie.

Erlanger et Blair (1931) ont superposé au courant constant un choc d'induction. Quand T augmente en partant de 0, l'intensité du choc, nécessaire pour provoquer la naissance d'un influx, commence par diminuer, passe par un minimum, augmente ensuite, d'abord très rapidement, puis de plus en plus lentement et se stabilise, l'intensité du choc étant dans ces conditions (T très grand) inférieure à l'intensité du choc nécessaire pour provoquer la réponse lorsqu'il est employé seul sans intervention préalable du courant constant. D'où la conclusion qui se dégage de ces travaux comme des nôtres : le courant constant laisse, même après des temps de passage très longs, un reste d'excitation. En ce qui concerne nos résultats expérimentaux, nous insistons sur le point suivant : lorsque nous faisons l'intervalle T voisin du temps utile, V_2 doit avoir une valeur déjà assez élevée, ce qui se manifeste particulièrement dans les expériences sur le sciatique de grenouille. Il aurait pu paraître, à première vue, qu'à ce point V_2 devrait être voisin de $Rh - V_1$ c'est-à-dire 0,1 Rh . Les expériences de Erlanger et Blair montrant une décroissance brusque de l'état d'excitation après un plateau nous éclairent sur ce fait. La deuxième marche V_2 provoque une nouvelle modification d'excitabilité qui évolue elle aussi jusqu'à un certain temps utile. Admettons que la première marche donne une augmentation d'excitabilité qui atteigne son apogée en 3σ . A ce moment, plaçons le deuxième échelon V_2 . Il va déclencher une nouvelle augmentation d'excitabilité qui va évoluer également dans un ordre de temps de 3σ . Mais, pendant ce temps, la modification d'excitabilité entraînée par la première marche aura continué à évoluer et sera en

décroissance rapide. Il faudra donc que V_2 soit assez élevé pour combattre cette décroissance.

Si nous suivons l'évolution de l'état global d'excitation sous l'influence d'un courant constant, nous observons donc d'abord une croissance, puis une décroissance. Erlanger et Blair ont pensé que cette évolution pouvait être due à l'intervention de deux phénomènes de l'allure desquels ils ont donné une représentation graphique (1931, p. 138) : un phénomène excitant qui intervient rapidement et un phénomène contraire débutant en même temps que le premier, mais intervenant bien plus lentement, avec une évolution de forme assez complexe. Ce phénomène paraît bien être le même que le phénomène antagoniste de Lapique dont l'action est si manifeste dans les courants progressifs sur certains tissus. D'ailleurs, avec les courants progressifs, Fabre (1928) a constaté une évolution des lois au cours de l'expérience semblable à celle que nous avons rapportée sur nos lois $V_2 - T$: la pente limite des courants progressifs se relève considérablement au cours des expériences faites sur le sciatique de grenouille. Nous avons insisté antérieurement sur la parenté des courants progressifs et des ondes à 2 échelons. Nous avons toutes raisons de croire que nous avons touché par des procédés différents le même phénomène antagoniste.

Comment ce phénomène antagoniste intervient-il vis-à-vis du processus excitant ? Erlanger et Blair pensent que l'état global d'excitation est la différence pure et simple entre les deux phénomènes. Lapique (1909) pense que c'est un rapport des deux phénomènes qui doit intervenir.

Le fait qui apparaît nettement dans nos expériences, c'est l'extrême variabilité de l'intervention de ce phénomène sur une même préparation au cours de l'expérience et sur les diverses préparations d'un même tissu. Sur des tissus différents, il intervient différemment : plus lentement, par exemple, sur le sciatique de crapaud que sur le sciatique de grenouille. Sur certains tissus, il paraît, tout au moins à certains moments de l'expérience, ne se manifester que très légèrement. Sur le cœur de crapaud nous avons obtenu les résultats suivants :

	V ₂	Rh.	0,9 Rh.	T
Expérience 10 mai 1932	20	15,	13,5	+ de 200
»		18,5	16,6	+ de 1.000
	15	18,	16,	+ de 200
Expérience 12 mai 1932	15	8,5	7,6	+ de 100
	20	11,	9,9	+ de 300
»		10,	9,	+ de 1.000

Dans un travail récent sur le cœur de tortue, Gilson et Peugnet (1932), travaillant selon la méthode de Erlanger et Blair, ont obtenu des courbes dans lesquelles on ne trouve même aucune manifestation du phénomène antagoniste : « *In many apparently excellent preparations, the curve rises to the crest and falls off very slightly or NOT ALL AS THE CURRENT CONTINUES.* »

Des expériences que nous poursuivons actuellement sur des tissus lents (cloaque et estomac de grenouille, sangsue) nous indiquent qu'en employant des ondes à plusieurs échelons s'établissant en plusieurs minutes, il n'est pas besoin, le plus souvent, pour provoquer la réponse du tissu, d'employer un voltage final supérieur au voltage rhéobasique. Le phénomène antagoniste ne paraît donc nullement se manifester dans de tels tissus (1).

En groupant ces divers résultats obtenus, on peut dire qu'en général le phénomène antagoniste se manifeste d'une manière d'autant moins importante que le tissu est plus lent et que sa chronaxie est plus grande. Cette constatation a été faite depuis longtemps par Lapique, Cardot et Laugier, à la suite de la comparaison de lois d'excitation par courants progressifs obtenus sur différents tissus.

Lapique a induit que le phénomène antagoniste serait un phénomène général et il lui a fait jouer, ainsi que nous l'avons déjà indiqué, le premier rôle dans sa théorie de l'excitation.

Les expériences sur le cœur signalées par Gilson et Peugnet, les nôtres sur le cœur de crapaud, le cloaque et l'estomac de grenouille et sur la sangsue, nous paraissent difficiles à concilier avec l'induction de Lapique, puisque, dans certains cas tout au moins, on ne peut mettre en évidence aucune pente limite d'excitation sur certains tissus.

D'autre part, quand le phénomène antagoniste est présent,

(1) Le détail de ces expériences sera publié très prochainement.

joue-t-il le rôle prédominant dans le conditionnement de la chronaxie ? Nos expériences sur les sciatiques de grenouille et de crapaud ne nous permettent pas de conclure dans ce sens. Nous reviendrons sur ce point. Mais, dès maintenant, insistons sur ce que nos expériences ne prouvent pas l'inexistence de *facteurs communs* entre les phénomènes conditionnant la chronaxie et ceux conditionnant la loi $V_2 - T$. Si de tels facteurs communs existent, il sera d'ailleurs possible d'obtenir en agissant sur eux des variations de même sens de la chronaxie et de l'amplitude et de la rapidité d'apparition du phénomène antagoniste. Ce que nos expériences montrent, c'est que les phénomènes conditionnant la loi $V_2 - T$ ne sauraient être retenus comme *cause* exclusive déterminant la chronaxie.

CHAPITRE III

Nos expériences et les théories de l'excitation.

On peut classer schématiquement les différentes théories de l'excitation en deux grands groupes : 1^o Celles qui tiennent compte d'un « phénomène antagoniste » ; 2^o Celles qui ne le font pas intervenir.

1^o THÉORIES TENANT COMPTE D'UN PHÉNOMÈNE ANTAGONISTE.

Certaines de ces théories précisent par des formules mathématiques les lois supposées d'évolution du phénomène excitant et du phénomène antagoniste, aussi est-il facile de voir immédiatement si elles peuvent rendre compte des lois d'excitation par ondes en échelons.

M. Ozorio de Almeida (1927) donne pour loi générale :

$$dE = midt - 2kEtdt$$

où le phénomène antagoniste est représenté par $-2kEtdt$ (E = état d'excitation actuel ; i = intensité du courant ; m et k = coefficients). L'intervention du phénomène antagoniste serait donc proportionnelle à l'état d'excitation actuel E et au temps de passage du courant t .

Pour les courants constants, l'intégration donne

$$E = \frac{m}{k} i^2 e^{-i^2} \int_0^t e^{t^2} dt.$$

Le calcul montre que pour un courant constant passant sous une intensité i , le reste d'excitation décroît vers 0 pour

les temps longs. Ce qui ne correspond pas à nos résultats, dans lesquels, pour les temps longs, il reste toujours un certain état d'excitation. Le deuxième échelon a toujours été inférieur à la rhéobase dans nos expériences. Avec cette théorie, dans les temps longs, il devrait l'égaliser. La même observation doit être faite sur la deuxième théorie du même auteur (1931), dans laquelle l'intervention du phénomène antagoniste suit la même loi. Seule la loi du phénomène excitant a été modifiée par l'auteur (i est remplacé par i^2).

H. et E. Lassalle (1928) n'ont voulu donner qu'une formule approchée : « La forme générale du décrement applicable à tous les cas resterait encore à déterminer et la théorie générale de l'excitation à bâtir. » Leur formule est la suivante :

$$dE = pi^2dt - mtdt,$$

le phénomène antagoniste est ici seulement proportionnel aux temps. L'intégration donne pour les courants constants ;

$$E = pi^2t - \frac{m}{2} t^2$$

On voit que l'état d'excitation sous un courant d'intensité constante décroît pour les temps longs bien au-dessous de la valeur initiale ; le temps intervenant au carré dans le terme négatif et seulement à la première puissance dans le terme positif.

H. A. Blair (1932) pense que le phénomène antagoniste ne dépend que du processus excitant :

$$\frac{dE}{dt} = KV - kE,$$

l'intégration de cette formule donne pour le courant constant une exponentielle

$$E = a. V (1 - e^{-kt})$$

Le passage d'un courant constant entraînerait un état d'excitation qui croîtrait jusqu'à un certain niveau et s'y maintiendrait sans changement tant que le courant passe. Nous reviendrons sur la critique de la loi exponentielle.

Dans la théorie de Lapicque (1926, p. 211), le phénomène antagoniste joue un rôle important. Ainsi que nous l'avons déjà signalé, l'excitation se développerait suivant la loi de

Nernst ($\sqrt{t}$). Cette loi ne donne ni rhéobase, ni chronaxie ; aussi Lapicque a-t-il pensé que c'était un phénomène antagoniste qui intervenait pour limiter la croissance de l'excitation et pour conditionner la rhéobase et la chronaxie. « C'est la précocité ou le retard de cette intervention qui détermine les énormes différences chronologiques constatées dans les diverses excitabilités, différences chronologiques qui n'apparaissent pas dans la formule de Nernst et même n'y sont nullement impliquées. » Nos expériences nous ont à ce sujet bien surpris : le phénomène antagoniste n'a pas été retrouvé sur tous les tissus, et sur ceux dans lesquels il se manifeste, en comparant nos *différentes préparations*, on ne voit pas, sur chaque tissu considéré, de relation étroite entre la chronaxie et les lois d'excitation par ondes à 2 échelons. D'autre part, sur la *même préparation*, au cours de l'expérience, alors que la chronaxie reste stable, notre loi d'excitation par ondes en échelons se modifie considérablement. Dans nos expériences, sur un tissu déterminé (sciatique de grenouille ou sciatique de crapaud), que la décroissance de l'état d'excitation arrive plus ou moins rapidement et plus ou moins amplement, la chronaxie n'en paraît guère affectée. Il y a donc une certaine indépendance entre la chronaxie et le phénomène antagoniste. Si le phénomène excitant croissait selon la loi de Nernst, il n'en serait évidemment pas ainsi.

Il semble donc bien que les lois d'excitation par ondes rectangulaires et par décharges de condensateurs doivent être expliquées principalement par la seule évolution d'un phénomène excitant.

Ajoutons d'ailleurs que Lapicque a été amené à supposer l'intervention d'un phénomène antagoniste dans sa théorie des lois d'excitation par ondes rectangulaires par ce qu'il constate « un changement d'inflexion de la courbe quand on approche de la rhéobase » et qu'il doit donc « s'agir d'autre chose que du développement pur et simple du processus qui s'indique pour les temps courts » (1932, p. 7). Or, d'une part, la loi donnée par Lapicque pour ce processus (loi de la racine carrée) ne paraît pas s'appliquer strictement aux lois expérimentales dans les temps courts ainsi que nous le montrerons plus loin et, d'autre part, nous verrons qu'il existe une loi mathématique, bien connue en physico-chimie, qui traduit

l'évolution de ce processus en donnant toutes les modalités des courbes expérimentales d'excitation, y compris le changement d'inflexion signalé par Lapique. Il ne paraît donc pas nécessaire de faire intervenir « autre chose » pour les expliquer.

Récemment, Fabre (1933) a proposé une théorie dans laquelle intervient principalement une réaction chimique bimoléculaire hypothétique (1). La formule mathématique à laquelle l'auteur arrive ainsi ne rend compte ni du relèvement de la courbe des quantités dans les temps longs, ni de la forme de cette courbe dans les temps courts; aussi doit-il faire intervenir, pour relever la courbe dans les temps longs, un autre phénomène se manifestant surtout dans l'excitation par courant progressif (l'auteur ne parle pas de phénomène antagoniste) et dans les temps courts admettre l'existence d'une autre réaction chimique, celle-ci monomoléculaire. Malgré ces complications, il ne paraît guère possible de faire coïncider la courbe théorique dans les temps courts avec certains chiffres expérimentaux, avec ceux de Rushton (1932.II) entre autres. (Voir fig. 20.)

2° THÉORIES SE BORNANT A L'EXPLICATION DES LOIS D'EXCITATION PAR ONDES RECTANGULAIRES ET PAR DÉCHARGES DE CONDENSATEURS SANS FAIRE INTERVENIR DE PHÉNOMÈNE ANTAGONISTE.

Ces théories se groupent autour de la loi exponentielle et de la loi hyperbolique. Lapique (1926) a discuté ces formules et montré qu'elles n'expliquaient pas dans le détail les chiffres expérimentaux. Malgré cette critique, ces lois ont cependant été reprises dans des travaux récents.

Théories suivant la loi exponentielle.

Ebbecke (1926), d'après des conceptions théoriques (les tissus se comporteraient comme des condensateurs), pense que la loi d'excitation par ondes rectangulaires s'expliquerait par cette

(1) Fabre a pris un cas particulier des réactions bimoléculaires $\frac{dx}{dt} = k(a-x)^2$ (cas des proportions équimoléculaires).

loi, dont Lapique avait fait l'étude dès 1906 et qu'il a abandonnée, car inexacte.

Bishop (1928) également revient à cette loi à la suite de travaux expérimentaux que nous avons déjà mentionnés. Il n'a travaillé que sur le sciatique de grenouille. Il observe bien des écarts entre la formule et ses chiffres expérimentaux, mais il estime qu'ils sont dus « à la complexité du nerf comme conducteur ».

Hill (1932), dont l'ancienne théorie de 1910 a été critiquée en détail par Lapique (1926), abandonnant cette dernière,

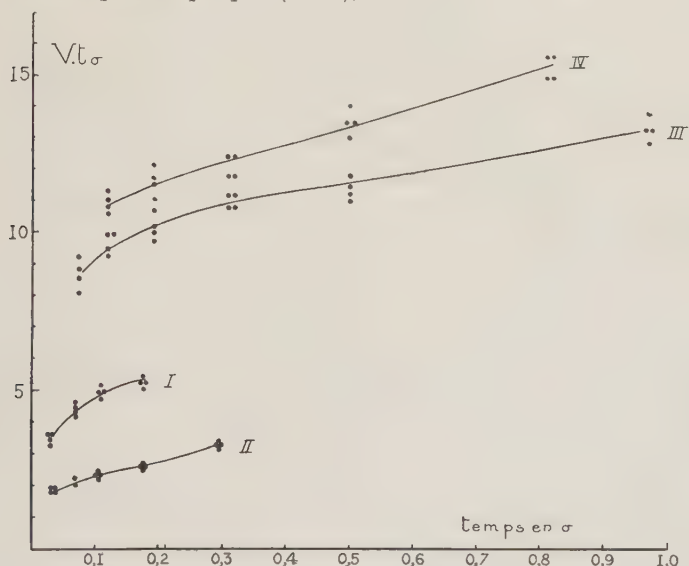


FIG. 20. — Courbes des quantités des expériences de Rushton sur le sciatique de grenouille. I et II : t^0 de la salle. III et IV : $t^0 = 0^\circ$.

adopte maintenant un schéma physique voisin de celui de Ebbecke et arrive également à la loi exponentielle. Il pense retrouver cette loi dans les chiffres expérimentaux donnés par Rushton (1932, II) sur le sciatique de grenouille. Hill a donné, pour montrer les relations entre la théorie et les chiffres expérimentaux de Rushton, des graphiques en coordonnées semi-logarithmiques sur lesquels la coïncidence paraît satisfaisante. Mais en construisant la courbe dite des quantités ($Vt - t$) en coordonnées linéaires, on remarque de suite que la loi exponentielle ne satisfait pas complètement aux chiffres de

Rushton. En particulier, les expériences I et III montrent pour les temps courts dans la courbe des quantités une concavité plus que nettement marquée vers l'axe des temps, concavité dont l'exponentielle traitée en courbe des quantités ne peut nullement rendre compte (fig. 20).

Théories suivant la loi hyperbolique.

Avec les ondes rectangulaires, Shimane Sakamoto (1933) a publié des lois expérimentales d'excitation sur le sciatique gastrocnémien de grenouille dont la représentation en quantités s'approche très sensiblement d'une droite. Devant ces constatations, cet auteur revient à l'hyperbole de Weiss. Dans les temps courts, certaines préparations ont donné des chiffres qui indiquent la concavité vers l'abscisse. L'auteur pense que ces chiffres sont obtenus avec un seuil pris sur la réponse d'autres fibres musculaires.

Avec les condensateurs, Renqvist, Hirvonen (1932), à la suite de leurs expériences sur le sciatique gastrocnémien de grenouille, concluent également à la loi hyperbolique. En vérité, toutes leurs lois expérimentales des quantités portent une concavité vers l'axe des temps, dans les temps courts, inflexion signalée depuis longtemps dans des conditions expérimentales semblables par Lapique (1903), Hermann (1906) (Cf. Lapique, 1926, p. 102.). Pour les auteurs scandinaves, cette inflexion serait, pour une part, due à la capacité propre de leur circuit. Pour les mesures faites dans les temps très courts avec de petites capacités de condensateurs, cette capacité propre du circuit s'ajoute et introduit ainsi une perturbation dans la loi réelle d'excitation. Mais la capacité propre de leur appareil est de l'ordre de 0,00015 mf, tandis que l'inflexion commence déjà à se manifester entre 0,05 et 0,10 mf.

A cette loi hyperbolique vont également les préférences de Ebbecke pour expliquer selon ses vues théoriques l'excitation par décharges de condensateurs.

CHAPITRE IV

Considérations sur les lois expérimentales d'excitation par ondes rectangulaires et par décharges de condensateurs.

La diversité des formules invoquées comme point de départ des théories paraît être fonction de la diversité des lois expérimentales.

Les différences sont peu perceptibles sur la courbe du voltage en fonction du temps. Mais elles apparaissent nettement sur la courbe dite des quantités ($Vt - t$) et sur celle de l'énergie ($V^2t - t$).

Les courbes des quantités calculées à partir des lois obtenues par L. et M. Lapique (1903, II) sur certains tissus lents (manteau de l'aplysie, par exemple) montrent une longue concavité vers l'axe des temps. D'autres lois obtenues sur la spirogyre (L. et M. Lapique, 1922), le style de la vorticelle (Lapique, Fauré-Frémiet, 1913), l'estomac de grenouille (L. et M. Lapique, 1909, donnent une courbe des quantités en S allongé. Sur le sciatique de grenouille, Weiss (1901, Sakamoto (1913) trouvent une droite pour cette même représentation Lapique, sur le même tissu, signale une convexité vers l'axe des temps et les chiffres de Rushton (1932, II) une loi se rapprochant de l'exponentielle traitée en courbe des quantités.

Les courbes d'énergie calculées à partir des chiffres expérimentaux des mêmes expériences accusent des allures très différentes. D'après Lapique, dans les tissus lents, la courbe la plus communément observée indique une décroissance de l'énergie quand on passe des temps longs aux temps courts

Dans les temps courts, comparativement à la chronaxie, la décroissance devient insensible, si bien que l'énergie se maintient en plateau. Dans les tissus rapides, la décroissance de l'énergie se manifeste dans les temps longs jusqu'à un temps voisin de la chronaxie ; dans les temps plus courts, l'énergie remonte avec une pente très raide comparativement à celle de la décroissance. La courbe d'énergie passe dans ce cas par un minimum.

Les courbes expérimentales obtenues sur les différents tissus ne sont donc pas superposables. Elles ont une allure différente. Plusieurs auteurs ont récemment insisté sur ce fait. (Bouckaert, 1932. — Colle et Delville, 1932. — Fabre, 1933. — Colle, 1934.) Lapicque a été amené à se demander si les différences observées n'étaient pas dues à l'intervention de facteurs étrangers. En particulier, la remontée de l'énergie dans les temps très courts sur les tissus rapides ne peut-elle pas être causée par des retards dans l'établissement des courants de si brève durée ? « Pour les passages de courant extrêmement brefs auxquels on doit faire appel pour étudier les excitabilités rapides dans la zone qui nous intéresse en ce moment, on fait une erreur par excès en prenant comme mesure de la quantité débitée le produit du voltage par le temps de fermeture du circuit. Ce qui est vrai de la quantité est vrai aussi de l'énergie ; nous estimons trop haut celle-ci par rapport aux passages plus longs en prenant comme base pour les unes et pour les autres le produit V^2t . Le relèvement de la courbe d'énergie du côté des temps très petits me paraît imputable exclusivement à cette erreur. » (Lapicque, 1926, p. 209.)

A la suite des travaux de Rushton (1932, II), poursuivant ses lois expérimentales d'excitation par ondes rectangulaires sur le sciatique gastrocnémien de grenouille jusqu'au $1/10.000^e$ de seconde et observant une remontée très importante de l'énergie sans que, d'après cet auteur, on puisse l'imputer à une insuffisance expérimentale, Lapicque indique qu'il serait possible qu'on entre là dans un autre domaine signalé par Gondet à propos de l'excitation par courants alternatifs de haute fréquence « dans lequel l'excitation serait produite par un processus différent d'une polarisation au sens de Nernst » (Lapicque, 1932). Pour Lapicque, si l'on excepte donc cette partie des lois expérimentales se référant aux temps très courts

des tissus très rapides « la conception de Nernst d'un processus excitant suivant pas à pas la polarisation serait satisfaisante, pour les temps brefs, assez brefs pour que le phénomène antagoniste n'ait pas le temps de prendre une valeur sensible ».

La loi de Nernst indique un palier de l'énergie. Dans cette loi, l'énergie est la même quel que soit le temps de passage considéré :

$$I = \frac{k}{\sqrt{t}}, Q = It = \frac{tk}{\sqrt{t}}, E = Q \cdot I = \frac{tk}{\sqrt{t}} \cdot \frac{k}{\sqrt{t}} = k^2$$

Le domaine d'application de la loi de Nernst est donc celui dans lequel les courbes expérimentales présentent un palier de l'énergie.

Dans les temps longs, d'après Nernst et Lapicque, interviendrait un phénomène antagoniste pour commander la remontée de l'énergie constatée.

Quant à la remontée de l'énergie dans les temps très courts sur les tissus rapides, elle pourrait provenir, nous l'avons vu, soit d'une insuffisance expérimentale, soit d'un mode d'excitation différent.

A la suite des recherches que nous avons exposées, sur la comparaison des lois d'excitation par ondes en échelons et des lois d'excitation par décharges de condensateurs, nous avons été conduit à penser que ce n'est pas la croissance d'un phénomène excitant évoluant selon la loi de Nernst que le phénomène antagoniste limite dans les temps longs. Cette considération nous a amené à poser les problèmes suivants :

LOI DE NERNST ET POLARISATION DE MEMBRANES.

Nernst admet que les processus d'excitation sont conditionnés par des modifications de polarisation de membrane ; et c'est pourquoi il leur a appliqué sa loi de polarisation des électrodes métalliques. Mais les polarisations de membrane suivent-elles cette loi ? Lapicque (1926, pp. 167-168) a obtenu des lois de polarisation de membrane suivant le mode expérimental utilisé pour l'établissement des lois d'excitation : détermination, pour diverses durées de courant définies (t) des forces électromotrices (V) qui donnent lieu à une pola-

risation toujours la même. Les courbes ainsi déterminées sont semblables à celles obtenues à partir des expériences sur l'excitation. Suivent-elles la loi de Nernst ?

CHIFFRES DE LAPICQUE
sur les polarisations de membrane (1926, pp. 167-168).

1 ^{er} Cas.	<i>t</i> (sec.)	V	V <i>t</i>	V ² <i>t</i>	
	40	0,28	11,2	3,15	
	20	0,38	7,6	2,88	→ Min. Energie
	10	0,60	6,	3,6	
	5	0,88	4,4	3,86	
	3	1,20	3,6	4,32	
	2	1,60	3,2	5,12	
2 ^e Cas.	20	0,80	16,	12,8	
	10	0,90	9,	8,1	
	5	1,10	5,5	6,05	
	2	1,70	3,4	5,78	

Les chiffres d'une expérience (1^{er} cas, p. 168) indiquent pour l'énergie un minimum pour la durée de passage du courant polarisant de 20 secondes. Pour les durées inférieures, l'énergie remonte. L'autre expérience (2^e cas, p. 168) donne une décroissance de l'énergie liée à la diminution du temps de passage, jusqu'à la plus petite durée considérée (2 secondes). Dans ces deux expériences, on ne trouve aucun domaine d'application de la loi de Nernst puisque, en aucune partie, elles ne présentent un palier de l'énergie. De plus, ici on ne peut être tenté d'expliquer la remontée dans les temps longs par ce phénomène antagoniste de nature « colloïdale » (Lapicque) qu'on fait intervenir dans les tissus vivants et la remontée dans les temps courts par un phénomène indépendant de la polarisation au sens de Nernst, ou par une insuffisance expérimentale intervenant du fait de la brièveté du temps de passage, puisque nous la constatons à partir de 20 secondes dans une expérience. La loi de polarisation de Nernst ne s'applique donc pas aux polarisations de membrane étudiées par Lapicque. Si les processus d'excitation étaient conditionnés par de telles polarisations, comme l'admet Nernst, ces polarisations de membrane ne suivant pas la loi de cet auteur, il ne resterait aucune raison de penser *a priori* que l'évolution des processus d'excitation doive cadrer avec elle.

LOI DE NERNST ET LOIS EXPÉRIMENTALES D'EXCITATION
DES TISSUS LENTS.

Dans les temps courts relativement à la lenteur de ces tissus, Lapicque a remarqué sur certaines lois expérimentales que l'énergie restait constante dans une certaine portion de l'échelle des temps. Nous retrouvons ce palier d'énergie dans l'expérience du 18 avril sur l'aplysie (Lapicque, 1926, p. 81), dans celle sur la spirogyre (p. 100) et également sur le pied de l'escargot (p. 87) et sur la vorticelle (p. 99). Dans ces deux dernières, les chiffres d'énergie obtenus pour les durées les plus petites sont légèrement plus élevés. D'autres expériences donnent une courbe d'énergie d'allure très différente. La courbe de l'aplysie du 19 avril (p. 82), bien que poursuivie jusqu'à des temps relativement courts ($1/4$ de chronaxie), ne présente pas de palier net, mais une décroissance de l'énergie. (Voir plus loin figure 39, p. 110.) Il en est de même pour les expériences sur l'estomac de grenouille du 4 janvier et du 17 janvier (p. 86) : décroissance de l'énergie sans qu'un plateau apparaisse pour des temps allant jusqu'au $1/8^e$ de chronaxie environ. Sur la pince de crabe (p. 80) et sur le cœur de l'escargot (p. 89), c'est au contraire une remontée très importante de l'énergie que nous constatons dans les temps courts pour ces tissus lents. L'étude des courbes expérimentales des tissus lents ne nous permet pas de penser que la loi de Nernst s'y applique d'une façon générale, de même qu'il ne paraît guère possible de superposer ces courbes en prenant comme unité de temps et d'intensité respectivement la chronaxie et la rhéobase.

REMONTÉE DE L'ÉNERGIE POUR LES TEMPS COURTS
DANS LES TISSUS RAPIDES.

Cette remontée de l'énergie est-elle due à une insuffisance de l'appareillage ou à l'existence d'un processus d'excitation, dans les temps très courts, différent de celui rencontré dans les temps longs ? Ou bien doit-elle rentrer dans le cadre d'une loi générale d'excitation qui serait différente de celle de Nernst ?

Nous avons pensé pouvoir donner un argument en faveur de cette dernière hypothèse en prenant avec le même dispositif expérimental des lois d'excitation sur des tissus comparables, mais de rapidité différente.

a) Si une insuffisance de l'appareillage se manifeste du fait de la brièveté des ondes électriques employées, elle se manifestera toujours de la même façon dans le temps, quel que soit le tissu en expérience. Dans ce cas, pour des tissus de chronaxies différentes, la remontée de l'énergie aura toujours lieu pour la même durée. Mais si la remontée de l'énergie n'est pas due à une insuffisance expérimentale, cette remontée aura lieu, non plus pour une durée fixe avec un dispositif expérimental donné, mais pour une durée qui dépendra de la chronaxie du tissu.

b) Dans la deuxième hypothèse suggérée, le processus général d'excitation serait une polarisation dans le sens de Nernst, mais dans les temps très courts interviendrait un autre processus d'excitation, les durées de passage de courant étant trop courtes pour entraîner les déplacements d'ions conditionnant les modifications de polarisations. Si c'était à l'intervention de cet autre processus qu'il faille attribuer la remontée de l'énergie dans les temps courts (Lapicque, 1932), il y a toutes raisons de penser que la remontée de l'énergie se manifesterait pour la même valeur du temps sur les préparations de différentes rapidités ; l'intervention d'un mode d'excitation ou de l'autre étant réglée par des vitesses d'ions et non par la rapidité des tissus. Si pour des tissus de chronaxies différentes la remontée apparaît dans des temps variant avec la chronaxie du tissu en expérience, en d'autres termes, si toute la loi varie en bloc, nous inclinons à penser que nous ne touchons qu'un seul processus d'excitation dans les différents cas.

Pour résoudre cette question, un premier matériel expérimental peut être utilisé. Nous avons en effet donné préalablement des courbes complètes d'excitation sur des sciaticques de crapaud présentant des capacités chronaxiques variant de 110 à 180 φ (résistance du circuit de décharge des condensateurs = 11.500 ω). Nous donnons ci-après un tableau des valeurs de la capacité chronaxique et de la capacité correspondant au minimum d'énergie pour des préparations différentes.

	Chr.	Min. Energie
29 avril	115	30
2 mai	160	70
6 mai	140	50
9 mai	180	100
10 mai	180	100
11 mai	110	40

Le minimum d'énergie se trouve situé entre la $1/2$ et le $1/4$ de chronaxie. Remarquons que si la loi d'excitation $V - C$ suivait l'hyperbole ou l'exponentielle, il n'en serait pas ainsi. Un calcul simple montre en effet que si la loi $V - C$ suivait l'hyperbole, le minimum d'énergie correspondrait exactement à la chronaxie (Weiss, Lapicque). Si elle suivait la loi exponentielle, le minimum d'énergie correspondrait à une capacité supérieure à la chronaxie.

On ne voit dans ces chiffres aucune indication d'un phénomène intervenant dans le temps d'une façon indépendante du phénomène excitant, puisque la valeur correspondant au minimum d'énergie varie dans le même sens que la chronaxie.

Ces courbes ayant été déterminées avec un nombre de points qui ne nous a pas paru suffisant, nous avons repris, avec Mlle Goudchaux, une série de déterminations de lois avec de nombreux points expérimentaux. Nous n'avons gardé de ces lois que celles pendant lesquelles la rhéobase s'est montrée constante au cours de l'expérience. Ces lois ont été établies avec le dispositif de condensateurs de Lapicque avec 7.000 ω en série et 3.000 ω . Cette dernière résistance en dérivation sur un ensemble formé du nerf, des électrodes et d'une résistance de 10.000 ω .

*Nouvelles expériences sur les lois d'excitations
par décharges de condensateurs.*

EXPÉRIENCE DU 26 AVRIL 1933
sur le sciatique de rana esculenta.
4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

	C	V	VC	V ² C
Rh. au Ct. cont.		2,7		
0,5		2,9	1,45	4,20
0,4		3,0	1,2	3,60
0,3		3,0	0,9	2,7
0,2		3,3	0,66	2,18

0,150	3,5	0,525	1,84
0,100	3,7	0,37	1,37
0,090	3,9	0,351	1,37
0,080	4,1	0,328	1,34
0,070	4,2	0,294	1,23
0,060	4,4	0,264	1,16
0,050	4,6	0,230	1,06
0,040	5,0	0,20	1,0
0,030	5,7	0,171	0,97
0,020	6,8	0,136	0,92
0,010	9,9	0,99	0,98
0,009	10,3	0,927	0,95
0,008	11,4	0,912	1,04
0,007	12,3	0,861	1,05
0,006	13,4	0,804	1,07
0,005	15,3	0,765	1,17
0,004	18,3	0,732	1,34
Rh. Ct	2,7		

EXPÉRIENCE DU 29 AVRIL 1933
sur le sciatique de rana esculenta.
 16 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

LOI F.	C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.		1,7		
	0,025	3,2	0,080	0,26
	0,024	3,3	0,079	0,26
	0,023	3,4	0,078	0,26
	0,022	3,4	0,075	0,25
	0,021	3,5	0,073	0,25
	0,020	3,5	0,070	0,25
	0,019	3,5	0,066	0,23
	0,018	3,7	0,066	0,25
	0,017	3,8	0,065	0,25
	0,016	3,9	0,062	0,24
	0,015	4,0	0,060	0,24
	0,014	4,1	0,057	0,24
	0,013	4,2	0,055	0,23
	0,012	4,4	0,053	0,23
	0,011	4,6	0,050	0,23
	0,010	4,8	0,048	0,23
	0,009	5,0	0,045	0,23
	0,008	5,4	0,043	0,23
	0,007	5,7	0,040	0,23
	0,006	6,4	0,038	0,24
	0,005	7,1	0,035	0,25
	0,004	8,2	0,033	0,27
	0,003	10,0	0,030	0,30
	0,002	14,0	0,028	0,48
Rh. Ct.		1,7		

EXPÉRIENCE DU 7 MAI 1933
sur le *sciatique de rana esculenta*.
4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

LOI A.

	C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.		1,7		
	0,500	1,9	0,95	1,80
	0,400	2,1	0,84	1,76
	0,300	2,2	0,66	1,45
	0,200	2,4	0,48	1,15
	0,100	3,0	0,30	0,90
	0,090	3,1	0,279	0,86
	0,080	3,2	0,256	0,82
	0,070	3,5	0,245	0,86
	0,060	3,7	0,222	0,82
	0,050	4,0	0,200	0,80
	0,040	4,1	0,164	0,67
	0,030	5,0	0,150	0,75
	0,020	6,4	0,128	0,82
	0,010	10,8	0,108	1,17
	0,009	11,9	0,107	1,27
	0,008	13,3	0,106	1,41
	0,007	14,7	0,103	1,51
	0,006	17,2	0,103	1,77
Rh. Ct.		1,8		

8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

LOI D.

Rh. Ct.		1,9		
	0,500	2,2	1,10	2,42
	0,400	2,3	0,920	2,12
	0,300	2,4	0,720	1,73
	0,200	2,5	0,500	1,25
	0,100	3,2	0,320	1,02
	0,090	3,4	0,306	1,04
	0,080	3,6	0,288	1,03
	0,070	3,7	0,259	0,96
	0,060	3,8	0,228	0,87
	0,050	4,2	0,210	0,88
	0,040	4,7	0,188	0,88
	0,030	5,6	0,168	0,94
	0,020	7,2	0,144	1,04
	0,010	11,7	0,117	1,37
	0,009	12,4	0,111	1,38
	0,008	13,9	0,111	1,55
	0,007	15,7	0,110	1,73
Rh. Ct.		1,9		

EXPÉRIENCE DU 12 MAI 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.
 8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

	C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.		3,3		
0,500		3,8	1,90	7,22
0,400		4,0	1,60	6,40
0,300		4,1	1,230	5,04
0,200		4,4	0,880	3,87
0,100		5,4	0,540	2,92
0,090		5,6	0,504	2,82
0,080		5,8	0,444	2,69
0,070		6,0	0,420	2,52
0,060		6,2	0,372	2,31
0,050		6,7	0,335	2,24
0,040		7,3	0,292	2,13
0,030		8,2	0,246	2,02
0,020		10,	0,20	2,0
0,010		14,6	0,146	2,13
0,009		15,9	0,143	2,27
0,008		16,9	0,135	2,28
0,007		18,3	0,128	2,34
0,006		20,4	0,122	2,50
0,005		23,2	0,116	2,69
0,004		27,0	0,108	2,92
0,003		34,0	0,102	3,47
Rh. Ct.		3,3		

EXPÉRIENCE DU 16 MAI 1933
sur le sciatique refroidi de rana esculenta.
 4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

	C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.		1,6		
0,500		1,8	0,900	1,62
0,400		1,9	0,76	1,44
0,300		2,0	0,60	1,20
0,200		2,2	0,440	0,97
0,100		2,8	0,280	0,78
0,090		2,8	0,252	0,71
0,080		3,0	0,240	0,72
0,070		3,2	0,224	0,72
0,060		3,4	0,204	0,69
0,050		3,7	0,185	0,68
0,040		4,1	0,169	0,67
0,030		4,8	0,144	0,69
0,020		6,1	0,122	0,74
0,010		9,8	0,098	0,96
0,009		10,4	0,093	0,97
0,008		10,7	0,093	1,09
0,007		12,9	0,090	1,16

0,006	14,6	0,096	1,27
0,005	17,2	0,086	1,47
0,004	21,0	0,084	1,76
0,003	27,2	0,081	2,21
0,002	39,6	0,079	3,13
0,001	76,0	0,076	5,78
Rh. Ct.	1,6		

EXPÉRIENCE DU 19 MAI 1933
sur le sciatique refroidi de rana esculenta.
 4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.	1,6		
0,500	1,9	0,950	1,80
0,400	1,9	0,760	1,44
0,300	2,0	0,60	1,20
0,200	2,2	0,440	0,97
0,100	2,8	0,280	0,78
0,090	3,0	0,270	0,81
0,080	3,2	0,256	0,82
0,070	3,4	0,238	0,81
0,060	3,6	0,216	0,78
0,050	3,9	0,195	0,76
0,045	4,1	0,184	0,76
0,040	4,4	0,176	0,77
0,030	5,3	0,159	0,84
0,025	5,7	0,142	0,81
0,020	6,7	0,134	0,90
0,015	8,1	0,121	0,98
0,010	10,7	0,107	1,14
Rh. Ct.	1,7		

EXPÉRIENCE DU 23 MAI 1933
sur le nerf brachial de bufo vulgaris.
 4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.	3,4		
0,045	6,0	0,270	1,62
0,040	6,3	0,252	1,59
0,035	6,65	0,232	1,55
0,030	7,0	0,210	1,47
0,025	7,55	0,188	1,43
0,020	8,6	0,215	1,48
0,015	10,1	0,150	1,50
0,010	12,65	0,126	1,60
0,009	13,6	0,122	1,66
0,008	14,7	0,117	1,73
0,007	15,7	0,109	1,72
0,006	17,75	0,106	1,89
0,005	20,5	0,102	2,10
0,004	25,2	0,101	2,54
0,003	31,4	0,094	2,95
0,002	43,7	0,087	3,81
Rh. Ct.	3,4		

EXPÉRIENCE DU 30 MAI 1933
sur le sciatique de rana esculenta.
 4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

LOI A.

C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.	3,0		
0,200	3,8	0,760	2,89
0,100	4,3	0,430	1,85
0,090	4,4	0,396	1,74
0,080	4,5	0,360	1,62
0,070	4,8	0,336	1,61
0,060	5,1	0,306	1,56
0,050	5,3	0,265	1,40
0,040	5,8	0,232	1,34
0,038	5,9	0,224	1,32
0,037	5,9	0,218	1,28
0,036	6,0	0,216	1,29
0,035	6,1	0,213	1,30
0,030	6,5	0,195	1,26
0,020	7,8	0,156	1,21
0,018	8,3	0,149	1,24
0,015	9,0	0,135	1,21
0,012	10,2	0,122	1,25
0,010	11,6	0,116	1,35
0,009	12,5	0,109	1,34
0,008	13,2	0,105	1,39
0,007	14,2	0,099	1,41
0,006	15,8	0,094	1,50
0,005	18,1	0,090	1,64
0,004	22,	0,088	1,94
0,003	26,6	0,079	2,12
0,002	37,4	0,074	2,79
Rh. Ct.	3,2		

LOI B.

Rh. Ct	3,9		
0,200	4,5	0,90	4,05
0,100	5,1	0,510	2,65
0,090	5,2	0,468	2,43
0,080	5,4	0,432	2,33
0,070	5,5	0,385	2,12
0,060	5,9	0,354	2,09
0,050	6,0	0,300	1,80
0,040	6,6	0,264	1,74
0,030	7,3	0,219	1,60
0,025	7,7	0,192	1,49
0,024	8,0	0,192	1,54
0,020	8,7	0,174	1,51
0,018	9,1	0,164	1,49
0,016	9,6	0,153	1,47
0,014	10,1	0,141	1,43
0,012	10,9	0,130	1,43

C	V	VC	V ² C
0,010	12,0	0,120	1,44
0,009	13,0	0,117	1,52
0,008	13,9	0,11	1,54
0,007	14,9	0,104	1,55
0,006	16,7	0,10	1,67
0,005	19,3	0,096	1,86
Rh. Ct.	4,0		

Nous avons rassemblé en un tableau les indications relatives au rapport existant entre la capacité correspondant au minimum d'énergie (1) et la capacité chronaxie dans les expériences qui viennent d'être décrites :

	M. E.	Chr.
26 A. Sciat. Gren.	15	37
29 A. » »	11	22,5
7 M. » Crap.	40	70,0
7 M. » »	45	60,
12 M. » »	20	52,
16 M. » Gren. R.	40	70,
19 M. » » »	45	75,
23 M. N. Brachial Cr.	25	32,
30 M. Sciat. Gren.	18	36,
30 M. » »	12	24,

La capacité correspondant au minimum d'énergie n'a pas la même valeur sur les différentes préparations, ce qui paraît écarter les deux hypothèses présentées pour expliquer la remontée de l'énergie dans les temps courts. La variation de la capacité correspondant au minimum d'énergie s'effectue en gros dans le même sens que la capacité chronaxique, sans que toutefois ces deux capacités varient de façon strictement proportionnelle, ce qui est fort compréhensible étant donné les résultats d'expériences que nous rapporterons plus loin (page 86).

Dans les causes d'erreur pouvant intervenir pour modifier la loi d'énergie de l'excitation par décharges de condensateurs. on a mentionné la petitesse des capacités employées pour obtenir des décharges brèves (déformation dans les temps courts) ; soit que les petites capacités gardent mal leur charge ou qu'un léger retard à l'établissement de leur décharge diminue leur

(1) Valeur interpolée sur les courbes d'énergie.

efficacité (Lapicque, 1926, p. 119), la courbe expérimentale passant alors au-dessus de la courbe théorique (loi de Nernst) ; soit que la capacité propre du circuit devienne importante vis-à-vis de la capacité employée pour la mesure (Hirvonen, Renvqvist, 1932), la courbe expérimentale passant alors au-dessous de la loi théorique (loi hyperbolique). Les expériences que nous venons de rapporter ne nous permettent pas de penser que la petitesse des capacités employées dans les temps courts intervienne pour modifier la forme de la courbe. Si un tel phénomène intervenait, la capacité correspondant au minimum d'énergie ne varierait pas avec la chronaxie comme nous l'avons observé. Nous pouvons d'ailleurs vérifier ce point d'une manière plus directe. En diminuant la valeur des résistances du circuit électrique, nous devons, pour obtenir la même constante de temps R. C de décharge des condensateurs, prendre des capacités plus grandes. S'il n'y a pas de différence systématique entre les lois obtenues avec ces grandes capacités et celles obtenues antérieurement avec les petites capacités, c'est que l'emploi de ces dernières n'apportent pas avec elles un phénomène perturbateur influençant la forme de la courbe expérimentale d'excitation.

Nous donnons ci-dessous une expérience dans laquelle nous avons opéré avec un dispositif comprenant une résistance globale de 3.500 ω environ dans le circuit de décharge des condensateurs (3.000 ω en série ; 600 ω en dérivation sur le nerf + 10.000 ω).

EXPÉRIENCE DU 10 JUILLET 1933
sur le sciatique de *rana esculenta*.

8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.

LOI A.

C	V	CV	CV ²
Rh. Ct.	3,0 à 3,1		
0,200	5,8	1,16	6,73
0,100	8,0	0,80	6,4
0,080	9,1	0,728	6,62
0,060	10,9	0,654	7,13
0,040	14,1	0,564	7,95
0,020	23,5	0,47	11,04
0,010	43,1	0,431	18,58
0,008	52,3	0,418	21,86
0,007	58,1	0,407	23,63
Rh. Ct.	2,8 à 3		

LOI B.

Rh. Ct.	2,8		
0,200	5,5	1,10	6,06
0,175	5,9	1,03	6,06
0,150	6,1	0,915	5,58
0,125	6,8	0,85	5,78
0,100	7,6	0,76	5,77
0,075	9,4	0,70	6,63
0,050	11,6	0,58	6,73
0,025	18,4	0,46	8,46
Rh. Ct.	2,7		

LOI C.

Rh. Ct.	2,8		
0,200	5,4	1,08	5,83
0,175	5,7	0,997	5,68
0,150	6,1	0,915	5,58
0,125	6,6	0,825	5,44
0,100	7,3	0,73	5,33
0,075	8,4	0,63	5,29
0,050	10,6	0,503	5,33
0,025	16,4	0,401	6,58
Rh. Ct.	2,8		

Dans ces expériences, comme dans les précédentes, nous trouvons une remontée de la courbe d'énergie, avec minimum pour des capacités situées aux environs de la $1/2$ chronaxie. La courbe d'excitation ne paraît donc nullement déformée par les petites capacités dans la limite de l'emploi que nous en avons fait.

Expériences sur le cœur de grenouille.

Les expériences que nous venons de rapporter ne concernent que des tissus relativement très rapides. La remontée de l'énergie n'appartient pas seulement aux courbes obtenues sur ces tissus. Nous la retrouvons dans celles que nous avons réalisées sur le cœur de grenouille. Ce tissu ne nous a pas permis de déterminer des lois expérimentales aussi rigoureuses que celles obtenues sur les nerfs; nous avons pu cependant, par quelques points, fixer l'allure de la courbe. Sur les différentes expériences que nous avons réalisées avec Mlle Goudchaux sur ce tissu, nous avons constaté sans aucune exception une remontée d'énergie très importante. Nous donnons ci-après quelques-unes de ces lois durant la détermination desquelles la rhéobase n'a pas présenté de modifications notables.

Nous avons fait des expériences sur le cœur *in situ*, avec le même appareillage (1) que celui employé précédemment pour les nerfs. Une électrode diffuse est introduite dans la bouche de la grenouille, l'électrode négative (un fil d'argent chloruré) est placée contre le sillon auriculo-ventriculaire. Nous avons opéré sur le cœur se contractant spontanément, le stimulus étant appliqué à la fin de la systole et son efficacité étant observée par la contraction du cœur en extra-systole, suivie d'un repos compensateur. Nous avons également opéré sur le ventricule arrêté par une ligature de Stannius.

Toutes nos déterminations ont été faites en « montant », afin d'éviter un phénomène de « décalage » qui correspondrait au phénomène de l'escalier de Bowditch (Lapicque, 1926, p. 79).

EXPÉRIENCE DU 5 JANVIER 1934
sur le cœur de grenouille se contractant spontanément.
28 volts aux bornes du potentiomètre.

	C	V	VC	V ² C
LOI A.				
	Rh. Ct.	1,4		
	10,	1,8	18,	32,4
	6,	2,0	12,	24,
	3,	2,4	7,2	17,3
	1,	3,6	3,6	13,
	0,5	5,0	2,5	12,5
	0,250	7,6	1,9	14,4
	0,100	15,4	1,54	27,3
	Rh. Ct.	1,2		
LOI B.				
	Rh. Ct.	1,9		
	2,	2,8	5,6	15,6
	1,500	3,0	4,5	13,6
	1,250	3,2	4,0	12,8
	1,000	3,5	3,5	12,3
	0,800	3,9	3,1	12,1
	0,600	4,3	2,6	11,2
	0,400	5,2	2,1	11,4
	0,200	8,0	1,6	12,8
	0,100	13,2	1,3	17,2
	0,050	19,9		
	Rh. Ct.	1,8 à 1,9		

(1) Le circuit restant shunté comme dans les expériences effectuées sur le nerf, la résistance de 7.000 ω a été remplacée par une de 5.000 ω .

EXPÉRIENCE DU 6 JANVIER 1934
sur le ventricule de grenouille arrêté par ligature de Stannius.
28 volts aux bornes du potentiomètre.

C	V	VC	V ² C
Rh. Ct.	1,0		
0,500	1,9	0,95	1,8
0,400	2,1	0,84	1,76
0,300	2,6	0,78	2,03
0,200	3,3	0,66	2,17
0,100	5,4	0,54	2,91
0,050	10,1	0,50	5,05
0,030	16,7	0,50	8,35
Rh. Ct.	1,0		

EXPÉRIENCE DU 18 JANVIER 1934
sur le ventricule de grenouille arrêté par ligature de Stannius.
28 volts aux bornes du potentiomètre.

	C	V	VC	V ² C
LOI A.	Rh. Ct.	1,4		
	0,800	2,7	2,16	5,8
	0,600	3,0	1,8	5,4
	0,400	3,5	1,4	5,9
	0,200	6,4	1,28	8,2
	0,100	10,4	1,04	10,8
	0,075	12,8	0,96	12,3
	0,050	> 19,9		
	Rh. Ct.	1,3		
LOI B.	Rh. Ct.	2,0		
	0,800	3,4	2,72	9,2
	0,600	3,7	2,22	8,2
	0,400	4,6	1,84	8,4
	0,200	8,2	1,64	13,4
	0,100	13,7	1,37	18,8
	Rh. Ct.	2,1		

EXPÉRIENCE DU 19 JANVIER 1934
sur le ventricule de grenouille arrêté par ligature de Stannius.
12 volts aux bornes du potentiomètre.

	C	V	VC	V ² C
LOI A.	Rh. Ct.	1,6		
	0,800	3,0	2,4	7,2
	0,600	3,1	1,86	5,8
	0,400	3,8	1,52	5,7
	0,200	5,7	1,14	6,5
	0,100	8,2	0,82	6,7
	0,075	10,6	0,80	8,5
	0,050	15,8	0,79	12,5
	Rh. Ct.	1,6		

LOI B.

Rh. Ct.	1,9		
0,800	2,7	2,16	5,8
0,600	2,8	1,68	4,7
0,400	3,8	1,52	5,8
0,200	7,2	1,44	10,4
0,100	12,3	1,23	15,1
Rh. Ct.	1,9 à 2,0		

On voit combien est importante la remontée de l'énergie dans les temps courts pour ce tissu bien plus lent que ceux étudiés précédemment. Sur les lois que nous venons de donner, la capacité chronaxique a varié de 3.000 à 400 φ . La capacité correspondant au minimum d'énergie a oscillé de 600 à 400 φ .

Ces résultats nous mènent à penser que toute théorie de l'excitation devra contenir une explication d'une possibilité de remontée de l'énergie dans les temps courts.

MODIFICATIONS DE LA FORME DE LA COURBE D'EXCITATION
PAR DÉCHARGES DE CONDENSATEURS,
AU COURS DE L'EXPÉRIENCE.

En examinant les courbes d'énergie de l'expérience du 10 juillet (p. 82), on remarque que bien que la rhéobase et la chronaxie n'aient pas subi de modifications notables, la portion de la troisième loi (courbe C) afférente aux temps courts est en dessous des deux premières (à comparer particulièrement avec la 2^e, courbe B). Les courbes ne sont pas superposables. Nous avions trouvé antérieurement dans d'autres expériences une indication de même sens. Nous avons cherché à préciser l'existence d'une telle déformation de la courbe d'excitation au cours de la durée de l'expérience, dans une suite de déterminations que nous avons effectuées avec Mlle Goudchaux. Pour savoir si les courbes varient ou non au cours du temps, il suffit de déterminer trois caractéristiques sur ces courbes. Nous avons pris la rhéobase, le point correspondant à la chronaxie et celui correspondant au $1/8^e$ de chronaxie. La constance ou la variation de ce voltage rapporté en rhéobase nous indiquera si les courbes se déforment ou si elles conservent la même allure. Nous avons conduit les expériences de la manière suivante, avec le circuit de condensateurs Lapicque : 1^o Détermination

de la rhéobase et de la chronaxie ; 2° Recherche du voltage juste nécessaire pour provoquer la réponse au seuil avec une capacité correspondant au $1/8^e$ de la capacité chronaxique ; 3° Détermination de la rhéobase pour encadrer les chiffres. Cette série de déterminations est recommencée un grand nombre de fois afin d'avoir un grand nombre de chiffres et de pouvoir faire des moyennes pour rendre les résultats plus significatifs.

Nos appareils ne fragmentant pas les capacités au-dessous de 1φ et le $1/8^e$ de chronaxie ne tombant pas, le plus souvent, sur une valeur entière de φ , nous avons déterminé le voltage pour les nombres de φ entiers inférieur et supérieur au $1/8^e$ de chronaxie et nous avons interpolé. Cette interpolation introduit une erreur que nous avons évaluée de la façon suivante : Dans les chiffres expérimentaux que nous avons donnés dans nos lois d'excitation par décharges de condensateurs, supposons qu'au lieu de déterminer les voltages de φ en φ nous les ayons pris de 2φ en 2φ et que nous interpolions ensuite pour déterminer la courbe de φ en φ . Nous pourrions ainsi observer l'erreur commise en comparant le chiffre calculé à celui trouvé expérimentalement. Voici quelques chiffres pris dans la région du $1/8^e$ de chronaxie :

Expérience du 12 m. 1933. Rh. = 3,3 Chr. = 52

Cap. (en φ)	9	8	7
Volt.	15,9	16,9	18,3.

Si nous calculons par interpolation la valeur de V correspondant à 8φ , nous obtenons 17,1. L'erreur absolue est de 0,2 et l'erreur relative de 1 %.

Expérience du 16 m. 1933. Courbe Rh. = 1,6 Chr. = 70

Cap. (en φ)	10	9	8
Volt.	9,8	10,4	11,7;

en interpolant pour 9φ , nous obtenons une valeur de $V = 10,75$. L'erreur absolue est de 0,35 ; l'erreur relative est de 3,5 %. Dans les présentes expériences, nos chiffres sont pris de φ en φ et non de 2φ en 2φ , l'erreur y est donc plus faible. De plus, l'erreur est calculée ici dans la région médiane entre les 2 points déterminés, où elle est maximum. Quand le $1/8^e$ de

chronaxie se trouve plus près de l'un ou l'autre φ , l'erreur est réduite.

EXPÉRIENCE DU 29 JUIN 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.
Électrodes ébonite Lapicque.

Volt. pour 1/8 Ch.

	Rh.	Chr.	dessous	dessus	interp.	V/Rh.
I	4 volts aux bornes du réducteur de potentiel.					
	2,4	89	13,6	14,3	14,2	5,9
	2,4	93	13,8	15,0	14,3	5,95
	2,5	86	14,8	16,3	15,2	6,05
	10 minutes plus tard					
II	12 volts aux bornes du réducteur de potentiel.					
	2,7	38	15,5	17,9	16,1	5,95
	2,5	42	13,6	15,3	14,9	5,95
	2,6	37	15,4	18,0	16,4	6,3
	2,7	36	15,4	17,7	16,55	6,1
	2,6	38	15,4	17,6	16,	6,15
	2,7	36	15,3	17,5	16,4	6,1
	2,6	36	14,6	17,	15,8	6,1
	2,5	37	14,4	16,8	15,4	6,15
	2,5	37	14,6	16,9	15,5	6,2
	1/2 heure plus tard					
III	16 volts aux bornes du réducteur de potentiel.					
	2,9	36	16,8	19,2	18,	6,2
	2,8	39	16,8	19,7	17,1	6,1
	2,9	36	16,8	19,6	18,2	6,25
	2,9	37	16,8	19,3	17,8	6,35
	2,8	39	16,8	19,3	17,	6,1
	2,8	39	16,5	19,1	16,8	6,0
	2,8	39	16,7	19,3	17,	6,05
	2,8	37	16,4	19,1	17,5	6,25
	2,7	40	16,4			6,05
	2,7	39	16,1	18,6	16,35	6,05
	2,7	38	15,9	18,5	16,5	6,1
	2,6	40	15,8			6,1
	2,6	40	15,8			6,1

Nous pouvons grouper les moyennes de ces trois séries de déterminations de la manière suivante :

	Rh. (1)	Ch.	V/Rh.
I	2,4	89	5,96
II	7,8	37	6,11
III	11,0	38	6,13

(1) Compte tenu des différents voltages de la source électrique.

Le rapport V/Rh. n'a pas présenté dans cette expérience de modification importante. Notons les modifications très importantes de la rhéobase et de la chronaxie (entre I et II) à côté de cette fixité relative du rapport V/Rh.

EXPÉRIENCE DU 1^{er} JUILLET 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.
Électrodes ébonite Lapicque.

		Volt. pour 1/8 Ch.				
	Heure	Rh.	Chr.	dessous	dessus	interp. V/Rh.
I	15 h. 00	8 volts aux bornes du réducteur de potentiel.				
		2,4	70	15,6	17,1	16, 6,65
		2,4	69	15,7	17,2	16,3 6,8
		2,4	70	15,7	17,2	16,1 6,7
		2,5	68	15,7	17,3	16,5 6,6
		2,5	69	15,8	17,3	16,3 6,5
		2,5	70	15,9	17,5	16,3 6,5
		2,5	71	16,0	17,6	16,2 6,45
		2,5	72	16,6		6,65
		2,5	72	16,5		6,6
		2,5	71	16,6	18,0	16,8 6,7
	15 h. 30	2,7	63	17,9	19,7	18,1 6,7
		2,6	66	16,1	17,6	17,00 6,6
		2,5	72	16,1		6,45
		2,5	72	16,3		6,5
		2,7	69	16,4	17,6	16,9 6,25
II	16 h. 00	12 volts aux bornes du réducteur de potentiel				
		2,1	61	12,4	13,3	12,7 6,05
		2,1	61	12,3	13,2	12,5 5,95
		2,1	61	12,3	13,2	12,6 6,0
		2,2	60	12,4	13,3	12,8 5,85
		2,3	51	12,9	14,5	13,9 5,9
		2,2	56	12,7		5,75
		2,2	56	12,8		5,8
		2,2	56	12,7		5,75
Moyennes						
		N	Rh.	Chr.	V/Rh.	
	I	15	5,0	69	6,58	
	II	8	6,5	58	5,88	

Nous avons donné en détail les deux premières expériences pour montrer comment nous avons poursuivi cette étude. Nous donnerons, maintenant, seulement les moyennes de nos séries de chiffres pour les expériences suivantes :

EXPÉRIENCE DU 1^{er} JUILLET 1933
sur le nerf brachial du bufo vulgaris.
Électrodes ébonite Lapicque.

	N	Rh.	Chr.	V/Rh.
I	3	1,2	61	6,9
II	4	2,2	45	6,6
III	5	3,2	35	6,7
IV	5	3,2	37	6,6
V	4	3,4	38	6,6
VI	4	3,4	39	6,4
VII	5	3,4	40	6,3

EXPÉRIENCE DU 4 JUILLET 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.
Électrodes au calomel.

	N	Rh.	Chr.	V/Rh.
I	7	3,6	84	7,7
II	5	4,0	80	7,45
III	5	4,2	80	7,1
IV	5	4,6	74	7,05
V	5	5,2	68	7,

EXPÉRIENCE DU 7 JUILLET 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.
Électrodes au calomel.

1^{re} Expérience.

	N	Rh.	Chr.	V/Rh.
I	5	2,1	63	7,2
II	5	2,25	55	7,1
III	5	2,25	53	7,1
IV	5	2,3	53	7,0

2^e Expérience.

	N	Rh.	Chr.	V/Rh.
I	6	2,4	83	7,3
II	5	2,8	80	7,15
III	4	4,0	57	7,2

EXPÉRIENCE DU 21 JUILLET 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.
M. cond. exp.

	N	Rh.	Chr.	V/Rh.
I	5	3,6	80	7,4
II	5	3,1	69	7,7
III	4	6,6	56	6,75
IV	5	6,6	56	6,3

EXPÉRIENCES DU 25 JUILLET 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.

M. cond. exp.

1^{re} Préparation

	N	Rh.	Chr.	V/Rh.
I	5	2,0	68	7,4
		1/2 heure après.		
II	4	4,0	48	7,0

2^e Préparation.

I	4	4,0	64	7,65
		1/2 heure après.		
II	4	4,3	45	7,3

EXPÉRIENCES DU 27 JUILLET 1933
sur le sciatique de bufo vulgaris.

M. cond. exp.

	N	Rh.	Chr.	V/Rh.
I	4	2,0	55	7,4
		1/2 heure après.		
II	4	4,0	45	5,9

Dans l'ensemble, ces expériences montrent que, au cours de l'expérience, dans les conditions habituelles d'expérimentation dans lesquelles nous nous sommes placés, la courbe d'excitation tend à se déformer. Dans certaines expériences (1^{er}, 4 et 21 juillet), la modification du voltage pour le 1/8^e de chronaxie atteint plus de 10 %, dans celle du 27 juillet 20 %. D'autre part, si l'on compare les chiffres les plus éloignés, on trouve de 5,9 à 7,7, soit plus de 25 % d'écart. La superposition des courbes ramenées à la rhéobase et à la chronaxie n'est donc guère possible dans ces conditions.

La rhéobase et la chronaxie ont souvent présenté de grandes variations ; elles ne paraissent pas toujours en relations étroites avec les variations de la forme de la courbe révélées par l'étude du voltage au 1/8^e de chronaxie. En gros cependant, tandis que la rhéobase monte, la chronaxie et le voltage au 1/8^e de chronaxie diminuent.

CHAPITRE V

Recherche de la loi d'évolution du phénomène excitant.

Les recherches que nous avons exposées nous ont amené à penser, ainsi que nous l'avons indiqué précédemment, que le phénomène antagoniste étudié au moyen des ondes en échelons n'intervenait pas ou intervenait seulement très peu dans les lois d'excitation par ondes électriques rectangulaires ou par décharges de condensateurs. Ces dernières seraient donc principalement conditionnées par le phénomène excitant. L'étude de ces lois d'excitation pourrait donc nous conduire à la loi d'évolution de ce phénomène excitant. Ainsi que nous l'avons montré, ces lois (V-T) paraissent complexes, elles varient d'un tissu à l'autre, sur un même tissu d'une préparation à l'autre, et sur une même préparation d'un moment à l'autre. Il ne nous a guère paru possible d'établir directement une formule mathématique simple qui puisse s'appliquer à une loi expérimentale donnée et *a fortiori* à l'ensemble des différentes lois. Dans ces conditions, il paraissait difficile de vouloir approfondir le problème en recherchant à mettre en évidence la loi d'évolution du processus excitant, problème central de toute théorie de l'excitation. Nous avons cependant essayé d'en poursuivre la résolution en tenant compte des considérations suivantes : L'existence de la rhéobase ne paraissant pas due à l'intervention du phénomène antagoniste, il faut que, sous un voltage donné, l'évolution du phénomène excitant se limite d'elle-même ; de même que sous un voltage donné un condensateur se charge progressivement jusqu'à un certain niveau stable. Le niveau final de charge dans le condensateur est proportionnel au

voltage auquel le condensateur est soumis. Nous supposerons que l'état final du phénomène excitant est également proportionnel au voltage qui est appliqué au tissu. La vitesse de charge du condensateur est à chaque instant fonction de l'écart entre l'état actuel (z) et l'état final (a) :

$$\frac{dz}{dt} = k (a - z).$$

Nous supposerons que la vitesse d'évolution du phénomène excitant est de même, fonction de l'écart entre l'état actuel et l'état final (fonction qui sera à déterminer). Si x = écart,

$$\frac{dx}{dt} = -f(x).$$

Remarquons que, dans les réactions chimiques, la vitesse de réaction est également conditionnée par l'écart entre l'état actuel et l'état final. Dans une réaction monomoléculaire, la vitesse est

$$\frac{dz}{dt} = k (a - z)$$

où z est la quantité de matière formée ; a la quantité qui sera formée quand la réaction sera terminée. Dans une réaction bimoléculaire (cas général), la vitesse est

$$\frac{dz}{dt} = k (a - z) (b - z).$$

Prendre le problème de telle manière et faire les deux hypothèses que nous avons énoncées : état final du processus excitant proportionnel au voltage appliqué au tissu, et vitesse d'évolution conditionnée à chaque instant par l'écart entre l'état actuel et l'état final n'est pas originalité de notre part. Le problème a été posé avant nous de la même manière par Bishop (1928) et le Professeur Lapicque nous a engagé à poursuivre l'étude de cette manière.

Indiquons que la position initiale de Bishop était très différente de la nôtre. Pour lui, la loi ($V - T$) est une exponentielle ; il part donc d'une formule mathématique simple. Pour nous, cette loi est plus complexe et l'examen des chiffres expérimentaux ne nous a pas permis d'établir directement une formule mathématique simple pour en rendre compte.

Nous allons reprendre la méthode d'analyse de Bishop pour obtenir la courbe d'évolution du processus excitant à partir de la courbe $V - T$ en tenant compte des deux hypothèses que nous avons faites. La méthode ne vaut que pour les chiffres obtenus dans l'excitation par ondes rectangulaires et non dans celle par décharge de condensateurs.

Admettons que pour obtenir la réponse du tissu (naissance d'un influx dans le nerf, apparition d'une contraction dans le muscle, etc.), il faille que le processus excitant ait atteint une certaine valeur A_1 (fig. 22). On peut obtenir cette valeur en appliquant au tissu un voltage V_1 (rhéobase) pendant un temps très long. Si on applique un voltage V_2 , deux fois plus grand, la valeur finale atteinte sera $A_2 = 2 A_1$. La valeur A_1 qu'il suffit d'atteindre pour déclencher la réponse sera obtenue dans le temps t_2 . De même, avec un voltage V_3 ($=3V_1$) entraînant une modification finale A_3 ($=3A_1$), A_1 sera obtenu en un temps t_3 . Les courbes expérimentales donnent les valeurs V_1, V_2, V_3, V_4 , etc.; et les temps t_2, t_3, t_4 , etc. Ces données nous permettent de déterminer certains points sur la courbe d'évolution a , en tenant compte de l'hypothèse que nous avons faite sur la vitesse d'évolution

$$\frac{dx}{dt} = -f(x). \quad f \text{ étant une même fonction pour toutes les}$$

courbes et ne dépendant que de l'écart x à la valeur finale, les courbes intégrales de cette équation différentielle se déduisent les unes des autres par une translation parallèle à l'axe des t . C'est une propriété élémentaire qui résulte du fait que t ne rentre pas dans f . Si on change t en $t + cte$, l'équation ne change pas. Il faut joindre à cette translation celle qui correspond à un changement de hauteur des courbes, nécessaire pour les rapporter à leur valeur limite. Au total les différentes courbes d'évolution sont égales, se déduisant les unes des autres par une translation : a_3 (évolution sous V_3) est une portion de a_4 (évolution sous V_4); a_2 (évolution sous V_2) est une portion de a_3 et de a_1 , etc.

Cherchons, d'après ces considérations, à déterminer sur a_4 les points de rencontre b, b', b'' de la courbe d'évolution avec les horizontales A_1, A_2, A_3 .

Le point b est obtenu directement, en considérant que sous

un voltage V_k il faut un temps de passage t_k pour obtenir la valeur A_1 du phénomène excitant qui entraînera la réponse du tissu. La courbe de a_k atteindra donc la valeur A_1 dans le temps t_k .

Pour déterminer le point b' , nous procéderons de la manière suivante : En b , a_4 a encore une évolution de $3 A_1$ à parcourir pour atteindre sa valeur finale A_4 . La courbe a_3 , évolution sous V_3 , à partir de 0 a également une évolution de $3A_1$ à parcourir pour atteindre sa valeur finale A_3 ; a_4 , à partir de b ,

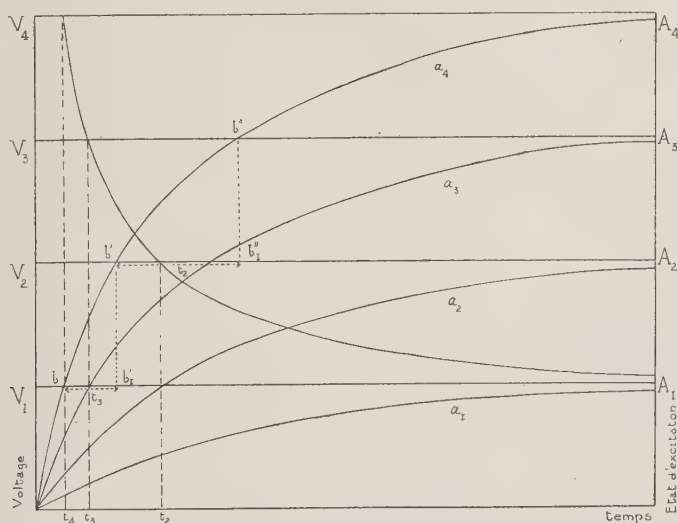


FIG. 22 (d'après Bishop)

est superposable à a_3 à partir de 0. Si nous connaissons le temps que met a_3 pour parcourir A_1 à partir de 0, nous connaissons par là le temps que met a_4 pour aller de A_1 en A_2 . ($A_2 - A_1 = A_1$.) Ce temps que met a_3 pour atteindre A_1 , c'est t_3 . En portant t_3 à partir de b sur A_1 , on obtient un point b_1 et en élevant de ce point une perpendiculaire nous obtenons le point cherché b' , point de rencontre de cette perpendiculaire et de l'horizontale A_2 .

Pour déterminer b'' le procédé sera le même. En b' , la courbe a_4 a encore $2 A_1$ à parcourir. A partir de ce point, elle est superposable à la courbe a_2 évoluant de 0 à A_3 . Le temps t_2 que met a_2 à atteindre A_1 en partant de 0 sera le même

que celui mis par a_4 à parcourir A_2 à A_3 ($A_3 - A_2 = A_1$). A partir de b' , portons sur A_2 un temps t_2 ($b'b_1'' = t_2$). Élevons au point b_1'' une perpendiculaire qui atteint A_3 en b'' , point cherché.

Connaissant V_1, V_2, V_3 , etc., et t_2, t_3 , etc., nous pouvons donc déterminer les points b, b', b'' , etc., de la courbe d'évolution.

Cette méthode nous permet donc de déterminer quelques points de la courbe d'évolution. Mais ces points ne sont pas assez nombreux pour qu'on puisse suivre dans le détail la forme de cette courbe. Si nous supposons, comme cela paraît le plus probable, que l'évolution envisagée ne contient pas de fonction périodique de période V_1 , nous pouvons essayer de rechercher la loi de vitesse de cette évolution sur laquelle, avec nos données expérimentales, il est possible d'obtenir des résultats plus complets.

Recherche de la loi de vitesse d'évolution du phénomène excitant.

Cette démarche consistant à rechercher une loi de vitesse d'évolution, alors que nous n'avons pu déterminer ni la formule des lois expérimentales $V - T$, ni celle des courbes d'évolution, peut ne pas paraître la plus naturelle. Cette loi de vitesse peut être plus complexe que les autres. Mais elle peut aussi être plus simple. La loi de vitesse de charge des condensateurs

$$\frac{dz}{dt} = k(a - z) \text{ est linéaire, bien plus simple que la loi d'évolu-}$$

tion de la charge qui est exponentielle : $Q = C.V \left(1 - e^{-\frac{t}{R.C}} \right)$.

Il en est de même dans les réactions chimiques où la loi de vitesse est en général bien plus simple que la loi d'évolution. Dans notre cas, nous ne savions s'il en était ainsi. Mais ne trouvant d'autre moyen d'approfondir notre problème, nous avons tenté de rechercher à partir des données expérimentales cette loi de vitesse, pensant que peut-être nous obtiendrions ainsi des courbes simples, facilement interprétables mathématiquement. Connaissant cette loi, nous pourrions ensuite en intégrant obtenir la loi d'évolution et la loi $V - T$, le rapprochement entre cette dernière et les chiffres expérimentaux pou-

vant constituer une vérification de la validité des formules ainsi établies. Cette vérification est nécessaire car, ainsi que nous allons le voir, notre méthode de recherche de la loi de vitesse ne peut que nous fournir des données approximatives.

Trouver la loi de vitesse, c'est déterminer la pente en chaque point de la courbe d'évolution. Supposons que la rhéobase étant R , il faille un courant d'un voltage $V_n = n.R$ passant pendant un temps t_n pour provoquer la réponse. Nous avons supposé l'état final d'excitation A proportionnel au voltage V ; pour simplifier la terminologie, nous prendrons $V = A$. Le

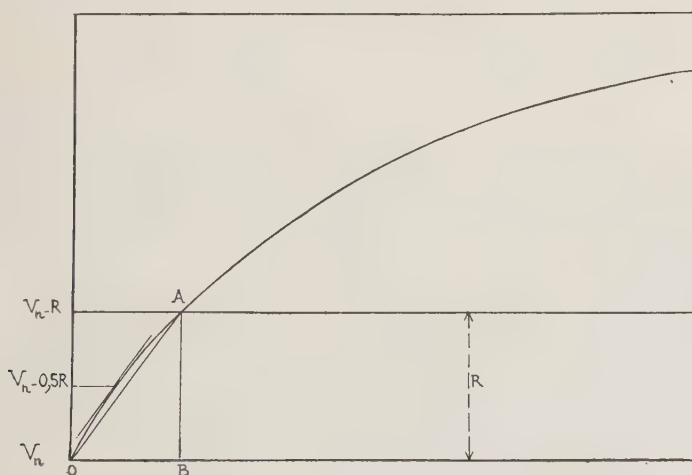


FIG. 23

temps t_n correspond à l'évolution d'une rhéobase ($A_1 = R$) à partir de V_n . Au bout de t_n , le phénomène excitant atteindra donc le niveau $V_n - R$ (fig. 23).

Considérons le triangle OAB. La pente de OA = $\frac{AB}{OB}$,

$AB = R$, $OB = t_n$. La pente de OA est donc égale à $\frac{R}{t_n}$.

Si la loi d'évolution ne contient pas de fonction périodique, ainsi que nous l'avons posé, cette pente est celle d'un point de la courbe d'évolution compris entre O et A; en première

approximation, nous la prendrons comme celle correspondant au niveau moyen $\frac{V_n + (V_n - R)}{2} = V_n - 0,5 R$.

En d'autres termes, en prenant la rhéobase pour unité, la pente pour $V_n - 0,5 R$ est l'inverse du temps t_n correspondant au voltage V_n . Les lois expérimentales nous fournissent R et des séries de valeurs V_n et t_n à partir desquelles nous déterminerons la pente pour les points $V_n - 0,5 R$, dont l'ensemble nous donnera en première approximation la loi de vitesse

$$\frac{dx}{dt} = -f(x)$$

$$\left(x = V_n - 0,5 R. \quad \frac{dx}{dt} = -\frac{R}{t_n} \right).$$

A partir des chiffres expérimentaux obtenus par les différents auteurs pour l'excitation par ondes rectangulaires sur les différents tissus, nous avons calculé et mis en graphique les relations existant entre la pente $\frac{dx}{dt} = -f(x)$ en chaque point et la valeur de l'écart x entre l'état actuel et l'état final (écart égal à $V_n - 0,5 R$). Nous mettrons ainsi en évidence $f(x)$ en fonction de x et nous rechercherons si la relation ainsi obtenue est facilement interprétable mathématiquement.

Lois de Lapicque et de ses collaborateurs (Lapicque, 1926).

Aplysie. 19 avril (p. 82) (fig. 24).

Temps (σ)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
6	7,6	166,5	3,8	3,3
9	6,2	111,	3,1	2,6
18	5,0	55,	2,5	2,
27	4,3	37,	2,15	1,65
48	3,6	20,8	1,8	1,3
78	3,1	12,8	1,55	1,05
157	2,7	6,4	1,35	0,85
223	2,3	4,5	1,15	0,65
∞	2,			

Estomac de grenouille. 4 janvier 1910 (p. 86) (fig. 25).

Temps (sec.)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
0,05	41,	20,	6,3	5,8
0,10	30,	10,	4,6	4,1
0,50	18,	2,	2,77	2,27
1,	11,8	1,	1,82	1,32
2,	9,1	0,5	1,4	0,9
3,	8,3	0,33	1,28	0,78
10,	6,5			
∞	6,5			

Estomac de grenouille. 17 janvier (p. 86) (fig. 26).

Temps (sec.)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
0,05	9,5	20,	4,13	3,63
0,10	7,	10,	3,04	2,54
0,50	3,3	2,	1,43	0,93
5,	2,3			
∞	2,3			

Pied de l'escargot (p. 87) (fig. 27).

Temps (σ)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
14,	8,2	71,5	2,65	2,15
21,	6,4	47,6	2,07	1,57
36,	5,0	27,8	1,61	1,11
57,	4,0	17,5	1,29	0,79
86,	3,5	11,6	1,13	0,63
1000,	3,1			
3000,	3,1			

Cœur d'escargot (Cardot) (p. 89) (fig. 28).

Temps (σ)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
∞	0,30-0,36			
100,	0,70-0,75	10,	2,23	1,73
71,	0,90-1,0	14,1	2,92	2,42
50,	1,25-1,35	20,	4,	3,5
29,	1,9 -2,0	34,5	6,	5,5

Sciastique de grenouille. Exp. I (p. 95)

Temps (σ)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
0,33	175,	3000	2,87	2,37
0,66	115,	1500	1,88	1,38
1,	92,	1000	1,55	1,05
1,5	76,	666	1,24	0,74
2,	68,	500	1,12	0,62
2,5	64			
3,	61			

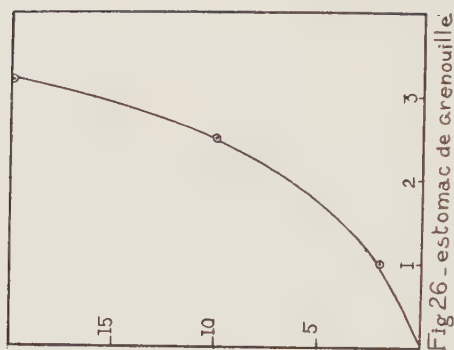
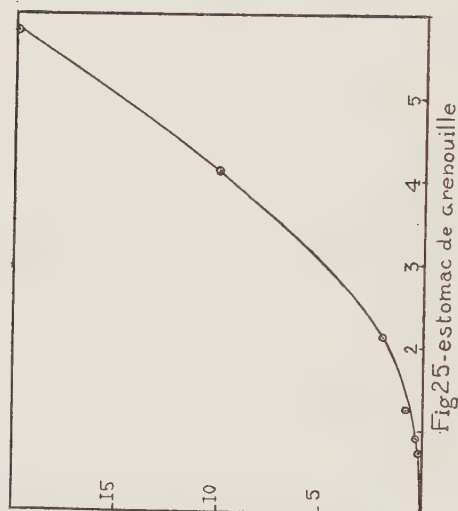
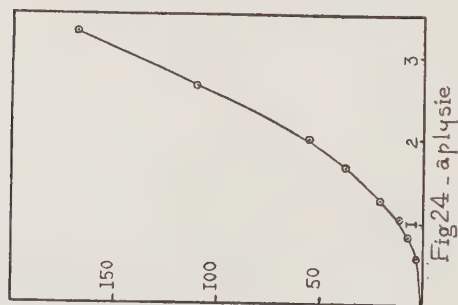


FIG. 24 à 33. — En abscisse $\frac{V}{R} - 0,5 = x$. En ordonnée $1/t = f(x)$
(t en secondes). Sur la figure 27 l'ordonnée est chiffrée en $1/10 t$.

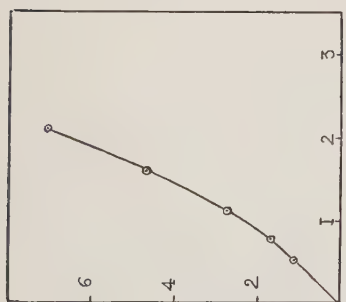


Fig 27 - pied de l'escarot

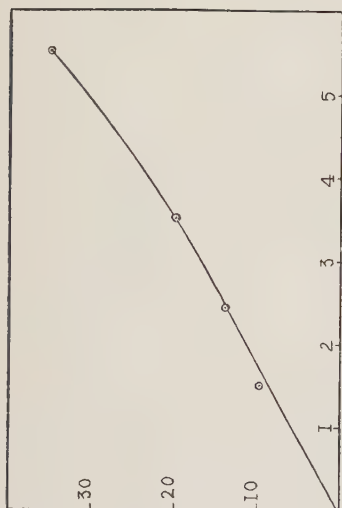


Fig 28 - cœur de l'escarot

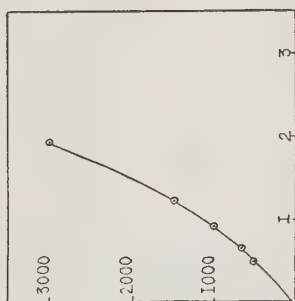


Fig 30 - sciaticque decrenouille

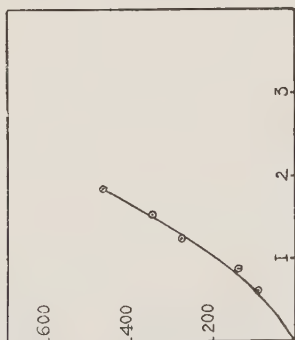


Fig 31 - vorticelle

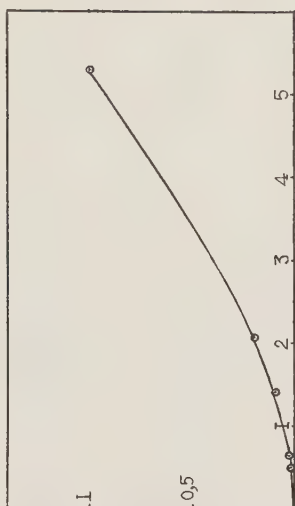


Fig 32 - spirocure

Sciatique de grenouille. Exp. II (p. 96) (fig. 30).

0,33	270,	3000	2,42	1,92
0,66	187,	1500	1,68	1,18
1,	155,	1000	1,39	0,89
1,5	126,	666	1,13	0,63
2,	115,	500	1,03	0,53
∞	111,5			

Style de vorticelle (p. 99) (fig. 31).

Temps (τ)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
50,	10,5			
21,	10,5			
10,7	11,7	93,5	1,12	0,62
7,1	14,5	141,	1,38	0,88
3,6	18,5	278,	1,76	1,26
2,85	21,5	350,	2,05	1,55
2,15	25,	465,	2,38	1,88

Chromatophore de spirogyre (p. 100) (fig. 32).

Temps (sec.)	Voltage	$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
100,	1,	0,01		0,5
30,	1,1	0,033		0,6
15,	1,45	0,066		0,95
10,	1,9	0,1		1,4
5,	2,6	0,2		2,1
1,	5,8	1,		5,3

RÉSULTATS DE RUSHTON (1932, II) (fig. 33)

sur le sciatique de grenouille.

	Temps (τ) t° de la salle	Voltage		$\frac{1}{t}$	V/R	V/R-0,5
I	∞	14, -13,4	13,4-13,			
	0,175	31, -30,	30, -29,	5710	2,24	1,74
	0,11	47, -45,	45, -43,	9100	3,35	2,85
	0,07	65, -62,	63, -60,	14300	4,62	4,12
	0,032	115-110	115-110	31200	8,2	7,7
	0,012	> 140				
II	∞	5,0- 4,8	5,2- 4,8			
	0,295	11,2-10,6	11,7-11,2	3390	2,23	1,73
	0,175	14,5-14,	15, -14,5	5710	2,9	2,4
	0,106	23, -22,	22, -21,	9440	4,4	3,9
	0,07	32, -30,	31, -29,	14300	6,2	5,7
	0,035	55, -50,	55, -50,	28600	10,5	10,

$t^0 = 0^0$.

III	∞	5,4-5,0	6, -5,6			
	0,98	13,5-13,	14, -13,5	1020	2,45	1,95
	0,50	23, -22,	23,5-22,5	2000	4,13	3,63
	0,31	36, -34,	36, -34,	3230	6,35	5,85
	0,195	53, -50,	55, -52,	5120	9,55	9,05
	0,12	83, -78,	83, -79,	8350	14,7	14,2
	0,08	107-102	115-110	12500	19,6	19,1
	0,065	> 132				
IV	∞	10,5-10,	10,5-10,			
	0,82	19, -18,	19, -18,	1220	1,84	1,34
	0,50	27, -26,	28, -27,	2000	2,63	2,13
	0,31	40, -38,	40, -38,	3230	3,8	3,3
	0,195	62, -59,	60, -57,	5120	5,8	5,3
	0,12	92, -88,	94, -90,	8350	8,85	8,35
	0,08	> 130				

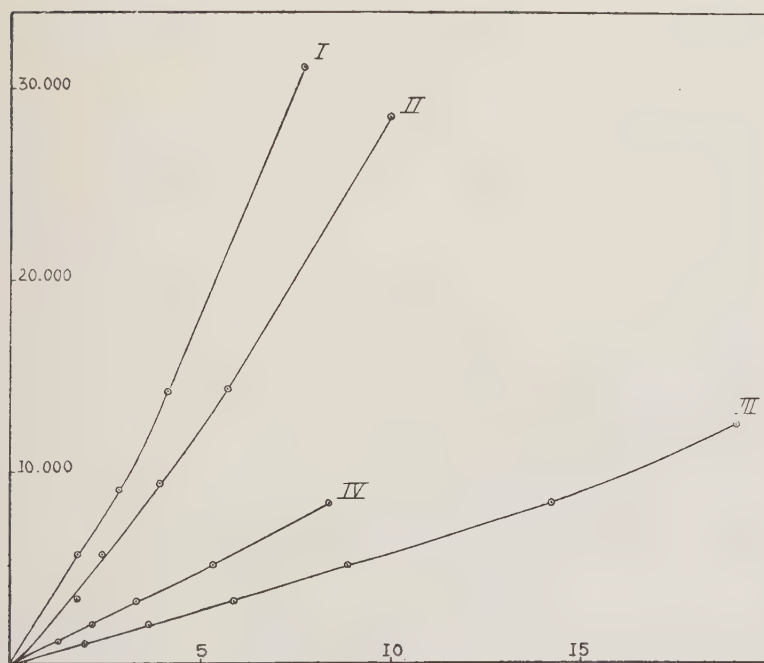


FIG. 33

Les courbes représentant $f(x)$ en fonction de x ont des allures différentes, mais nous pouvons cependant les grouper dans une équation mathématique plus simple que nous n'osions l'espérer. La courbe de l'aplysie (fig. 24) se rapproche de la

loi $f(x) = bx^2$. Les courbes de Rushton se rapprochent de la loi $f(x) = ax$. Les autres courbes rentrent dans une loi intermédiaire :

$$f(x) = bx^2 + ax.$$

L'équation de vitesse serait donc $\frac{dx}{dt} = -(bx^2 + ax)$.

Nous avons insisté sur le fait que notre méthode d'analyse ne pouvait nous donner qu'une première approximation. Aussi, pour étudier la validité de cette équation de vitesse, nous devons reprendre le chemin inverse de celui que nous avons parcouru et rechercher si elle nous permet d'expliquer rigoureusement les différentes lois expérimentales V - T.

Equation donnant la loi d'évolution du phénomène excitant à partir de la loi de vitesse.

Il suffit d'intégrer l'équation de vitesse pour obtenir cette loi d'évolution.

$$\frac{dx}{dt} = -(bx^2 + ax) \text{ peut s'écrire : } -\frac{1}{x^2} \cdot \frac{dx}{dt} = a \left(\frac{b}{a} + \frac{1}{x} \right);$$

posons
$$\left(\frac{b}{a} + \frac{1}{x} \right) = u$$

d'où :
$$\frac{du}{dt} = a \cdot u \quad \text{ou bien :} \quad \frac{du}{u} = a dt.$$

$$\text{Log } u = at + cte$$

et
$$\text{Log} \left(\frac{b}{a} + \frac{1}{x} \right) = at + cte.$$

Telle serait la loi générale d'évolution du processus excitant si notre point de vue était exact.

Equation donnant les relations entre les voltages et les temps (lois V - t).

Si nous appelons R la rhéobase, tout voltage V peut être mis comme précédemment sous la forme $V = n.R$. $n = \frac{V}{R}$ est le voltage en rhéobase. Dans les déterminations des vol-

tages en fonction du temps, partant d'un voltage $V = n.R$ entraînant l'évolution d'un processus excitant d'amplitude finale proportionnelle à V (pour simplifier nous l'identifierons à V), il faut déterminer le temps t que mettra le processus à atteindre l'état $V - R$ qui peut s'écrire encore $(n - 1) R$. La modification depuis l'état initial sera alors de R , condition posée pour l'apparition de la réponse du tissu. Pour obtenir l'équation donnant les relations $V - T$, il suffit donc d'intégrer entre les limites nR et $(n - 1) R$.

$$\int_{x = nR}^{x = (n-1)R} \frac{dx}{bx^2 + ax} = \text{Log} \left[\frac{b}{a} + \frac{1}{(n-1)R} \right] - \text{Log} \left[\frac{b}{a} + \frac{1}{nR} \right] = at;$$

$$\text{d'où : } t = \frac{1}{a} \text{Log} \left[1 : 1 - \frac{a}{b} \times \frac{1}{n \left(Rn - R + \frac{a}{b} \right)} \right] \quad (1)$$

La chronaxie (temps correspondant à $n = 2$) serait :

$$\tau = \frac{1}{a} \text{Log} \left[1 : 1 - \frac{1}{2 \left(\frac{b}{a} R + 1 \right)} \right] \quad (2)$$

Pour comparer la formule aux lois expérimentales, nous ferons l'analyse en prenant la rhéobase et la chronaxie respectivement comme unité de voltage et de temps. Et nous déterminerons par calcul le voltage correspondant aux durées suivantes : 1 ; 1/2 ; 1/4 ; 1/8 ; 1/16 ; 2 ; 3 ; 4 chronaxies. Il aurait été plus facile de déterminer le temps en fonction du voltage dans notre formule (1), mais nous avons préféré déterminer le voltage en fonction du temps afin de suivre le mode de représentation dont Lapicque s'est servi pour sa loi canon.

A partir de (1) nous obtenons la valeur de n

$$\left(\text{en posant } g = \frac{a}{b} \right)$$

$$Rn^2 - (R - g) n - \frac{g}{1 - e^{-at}} = 0.$$

g est toujours positif. Le produit des racines de l'équation est négatif. Il y a donc une racine négative qui ne convient pas.

La racine positive sera :

$$n = \frac{1}{2R} \left[+R - g + \sqrt{(g-R)^2 + \frac{4Rg}{1-e^{-at}}} \right] \quad (3)$$

Ramenons le temps t en chronaxie $t = d \times \tau$.

$$e^{-at} = e^{-a\tau}$$

Remplaçons τ par sa valeur obtenue dans (2)

$$e^{-at} = e^{-d \operatorname{Log} \frac{1}{1 - \frac{1}{2 \left(\frac{R}{g} + 1 \right)}}} = \left[1 - \frac{1}{2 \left(\frac{R}{g} + 1 \right)} \right]^d$$

en remplaçant e^{-at} dans (3)

$$n = \frac{1}{2R} \left[+R - g + \sqrt{(g-R)^2 + \frac{4Rg}{1 - \left[1 - \frac{1}{2 \left(\frac{R}{g} + 1 \right)} \right]^d}} \right]$$

n dépend de R et de g et, pour préciser, du rapport $\frac{R}{g} = m$.

$$n = \frac{1}{2m} \left[m - 1 + \sqrt{(1-m)^2 + \frac{4m}{1 - \left[1 - \frac{1}{2(m+1)} \right]^d}} \right]$$

Telle est l'équation qui donne, d'après nos hypothèses, le voltage n (en rhéobase) à employer dans une onde rectangulaire de durée d (en chronaxie) pour déclencher la réponse dans le tissu au seuil (1).

Nous avons calculé, pour les différentes valeurs de d indiquées, les valeurs de n suivant différentes valeurs de m .

Les résultats sont résumés dans la figure 34. En abscisse logarithmique m variant de 10^{-3} à 10 . En ordonnée les valeurs de n . Chaque courbe représente ses valeurs pour une valeur de d déterminée. Nous avons calculé d'autre part, pour des valeurs déterminées de m , l'équivalent des courbes des quantités des courbes expérimentales et nous les avons portées

(1) L'équation donnant d en fonction de n serait :

$$d = \log \left[1 - \frac{1}{n(nm-m+1)} \right] : \log \left[1 - \frac{1}{2(m+1)} \right]$$

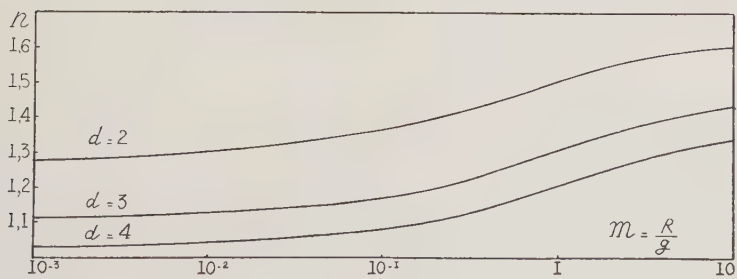
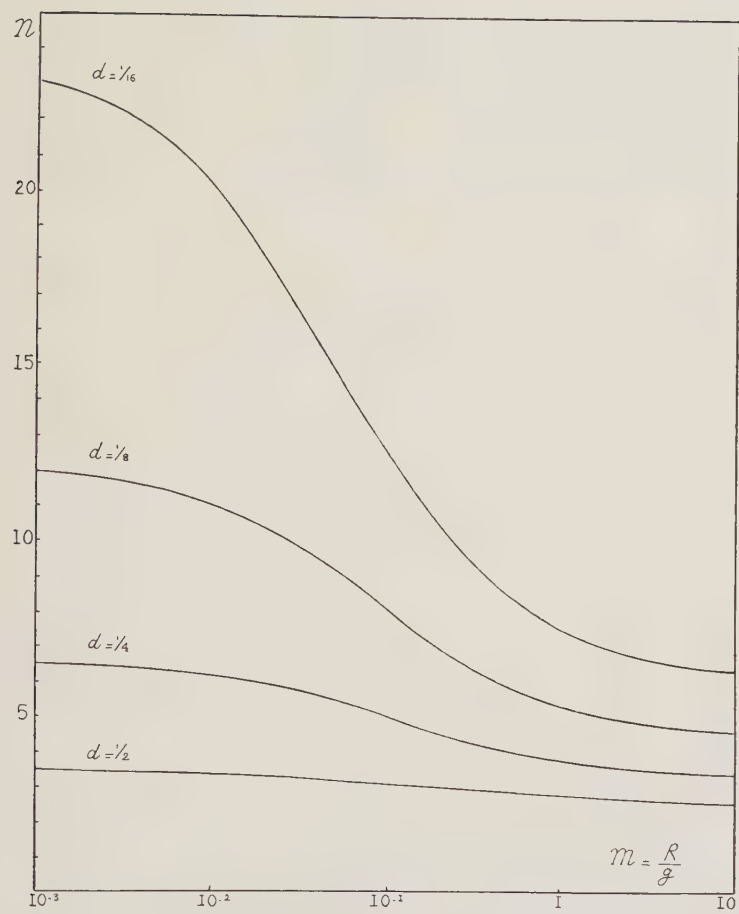


FIG. 34

en graphique. d (temps en chronaxie) en abscisse ; et $(n \times d)$ (quantité = voltage $\times$ temps) en ordonnée.

Quand m tend vers 0, on obtient la courbe donnée par la loi exponentielle de Hill, Blair.

Dans le graphique de $m = 0,01$, une concavité vers l'axe des temps existe dans les temps très courts. C'est la forme

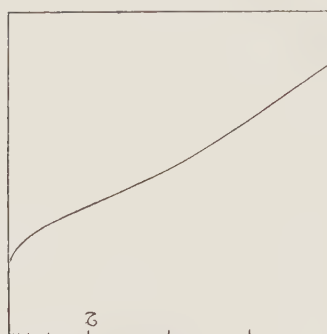


Fig. 35. $m = 0,01$

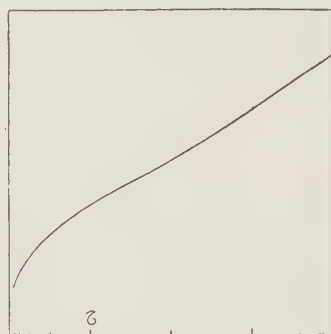


Fig. 36. a. $m = 0,1$

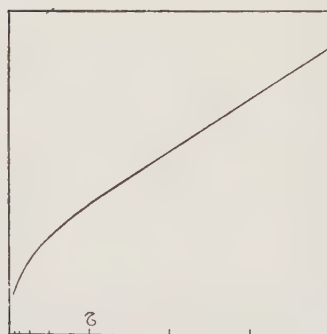


Fig. 36. b. $m = 0,2$

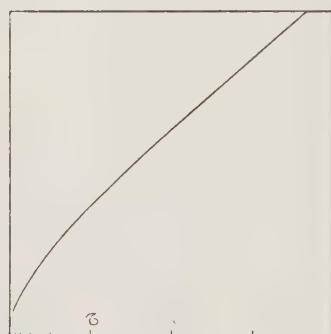


Fig. 37. $m = 10$

correspondant aux expériences I et III de Rushton sur le sciatique de grenouille (fig. 35). La courbe a la forme d'un s allongé et retourné.

Pour m plus grand (fig. 36a-36b), la concavité dans les temps courts s'accroît alors que la convexité dans les temps longs s'estompe et la courbe dans cette partie se rapproche d'une droite. Si l'on ne cherche pas à descendre au-dessous de la $1/2$ chronaxie, comme c'est le cas dans beaucoup de

chiffres expérimentaux publiés sur les tissus rapides, on est enclin à admettre que la loi des quantités est une droite ; la loi $V-T$ serait alors hyperbolique. C'est la loi de Weiss à laquelle Sakamoto et Gildemeister sont revenus.

Pour des valeurs supérieures de m (fig. 37), la concavité s'accroît jusque dans les temps longs ; ce sont les lois trouvées par M. et L. Lapique sur l'aplysie et l'estomac de grenouille.

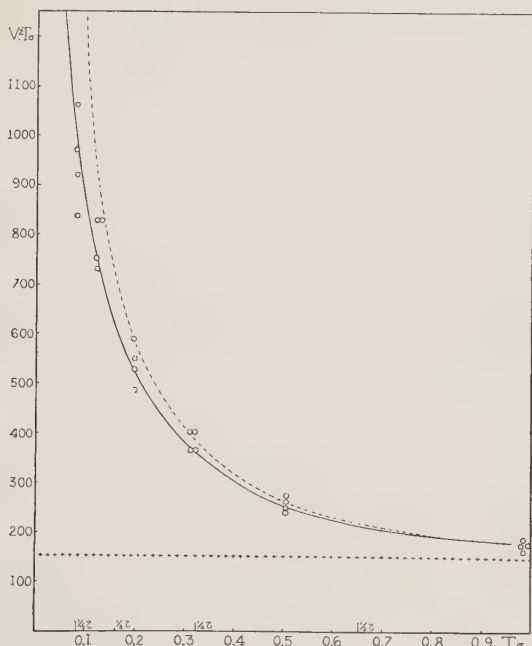


FIG. 38. — Courbe de l'énergie. Sciatique de grenouille. Exp. III Rushton. Les cercles marquent les points expérimentaux. La courbe en trait plein représente notre loi mathématique, celle en trait interrompu la loi exponentielle et celle formée de petites croix la loi de Lapique (1).

Pour la courbe d'énergie, on obtient suivant la valeur de m dans les temps courts, soit la descente, soit le plateau, soit la remontée. Tous faits que nous avons rencontrés dans les lois expérimentales. (Nous donnons en exemple deux lois expérimentales extrêmes — sciatique gren. III Rushton — Aplysie 19 Av. Lapique — comparées à notre loi, fig. 38 et 39.) La loi

(1) En ce qui concerne l'écart entre cette loi expérimentale et la loi exponentielle, voir plus haut (pp. 67-68 et fig. 20).

mathématique étudiée contient donc toutes les formes particulières des lois expérimentales.

Nous sommes donc admis à penser que la formule

$$\frac{dx}{dt} = -(ax + bx^2)$$

pourrait bien représenter la loi d'évolution du processus excitant.

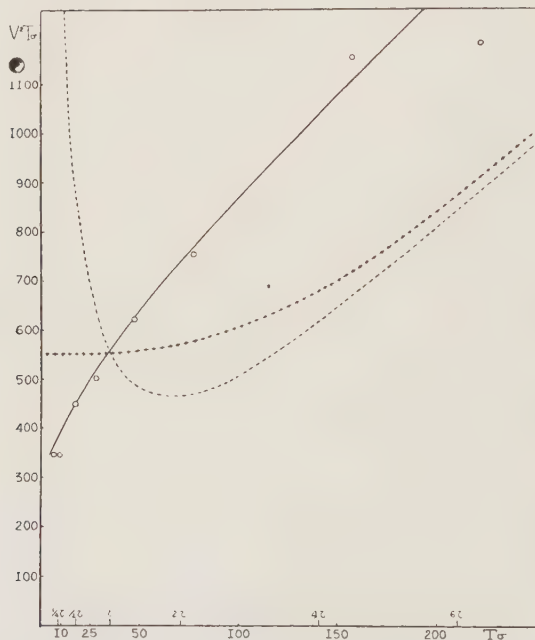


FIG. 39. — Courbe de l'énergie. Aplysie (19 avril) Lapticque. Les points expérimentaux sont indiqués par des cercles. La courbe en trait plein représente notre loi mathématique, celle en trait interrompu la loi exponentielle et celle en petites croix la loi de Lapticque.

*Remarques sur les relations entre la chronaxie,
la rhéobase et la forme de la courbe.*

La formule donnée pour la chronaxie indique qu'elle n'est pas indépendante de la rhéobase,

$$\tau = \frac{1}{a} \operatorname{Log} \left[1 : 1 - \frac{1}{2 \left(\frac{R}{g} + 1 \right)} \right]$$

Nous donnons en graphique (fig. 40) les variations de la chronaxie en fonction du rapport $\frac{R}{g}$ (a restant constant).

Ce graphique nous indique les variations inverses de la chronaxie et de la rhéobase qui ont été si souvent observées

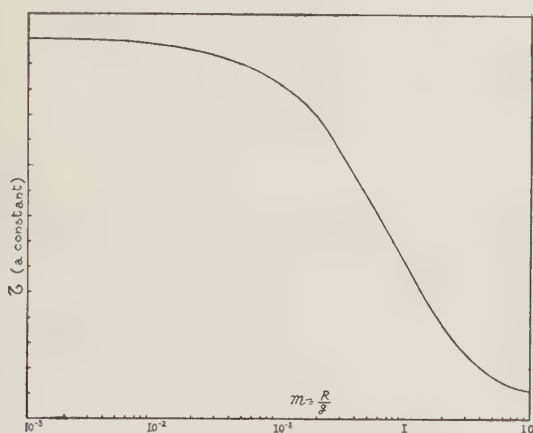


FIG. 40

dans les expériences et que Cardot et Laugier ont été les premiers à signaler. Quant au produit de la chronaxie par la rhéobase, il croît avec cette dernière ; ceci encore est conforme aux données expérimentales (Fabre, 1933, Sama, Tawast, Rancken, 1933).

D'autre part, quand R augmente (g et a restant constants) la forme de la courbe $V - t$ se modifie : elle remonte moins rapidement dans les temps courts rapportés à la chronaxie. Par exemple, le voltage correspondant au $1/8^e$ de chronaxie diminue. Les chiffres que nous avons rapportés sur la modification de la forme de la courbe ont été pris au moyen de décharges de condensateurs ; les formules données ci-dessus ne seraient valables que pour les courants rectangulaires (1).

(1) Pour la théorie de l'excitation par décharges de condensateur, nos hypothèses nous conduisent à une équation différentielle du 2^e degré de

A priori, on peut penser que le sens de la modification de la courbe doit être le même avec les deux modes d'excitation. Nous avons bien remarqué dans l'ensemble qu'au cours de l'expérience la rhéobase montait, la chronaxie diminuait et également le voltage au 1/8^e de chronaxie. Le sens de ces variations est bien celui indiqué par notre formule mathématique.

L'ÉQUATION DE VITESSE ET LES LOIS PHYSICO-CHIMIQUES.

Présentée sous une autre forme, l'équation que nous venons d'étudier est bien connue en physico-chimie. C'est la loi de vitesse des réactions bimoléculaires (cas général),

$$\frac{dz}{dt} = k (a' - z) (b' - z)$$

ou b' est le nombre de molécules du corps en excès, a' le nombre de molécules de l'autre corps, et z la "quantité de molécules qui ont déjà réagi.

z évolue de 0 à a' . L'écart entre l'état actuel z et $a' = x$ d'où $z = a' - x$.

$$\frac{dz}{dt} = - \frac{dx}{dt} \quad b' - z = b' - a' + x$$

$$\frac{dx}{dt} = - kx (b' - a' + x) = - k [(b' - a') x + x^2].$$

$$\text{Notre formule était } \frac{dx}{dt} = - (ax + bx^2)$$

en faisant $b = k$ et $\frac{a}{b} = b' - a'$, les deux formules s'identifient

Cette identité entre la loi du processus excitant et des lois physico-chimiques bien connues nous paraît frappante.

De ce point de vue, la chronaxie serait comparable à un temps de demi-réaction, lorsque la réaction a une amplitude de 2 rhéobases. Nous avons vu en effet que, d'après nos hypothèses, la chronaxie serait le temps que met le processus

Riccati qui n'est pas intégrable. Un calcul approché donne bien l'allure des lois expérimentales. Il est d'ailleurs possible qu'il faille faire ici de nouvelles hypothèses si l'on veut expliquer l'efficacité de ces décharges à des valeurs inférieures à la rhéobase (Fabre, 1933).

excitant à évoluer d'une rhéobase, lorsque l'évolution totale est de 2 rhéobases.

Nous savons que si la durée de demi-réaction (θ) est proportionnelle à la constante de vitesse K (1) dans les réactions monomoléculaires, il n'en est pas de même dans les réactions bimoléculaires où elle varie avec la proportion des corps en réaction.

$$\theta = \frac{1}{K(b'-a')} \log \left(2 - \frac{a'}{b'} \right)$$

Pour une même constante de vitesse K, lorsque b' se rapproche de a' (réaction bimoléculaire tendant vers le cas particulier $\frac{dz}{dt} = k(a' - z)^2$, courbe des tissus lents) θ est très grand.

Lorsque b' est très grand par rapport à a' (réaction monomoléculaire $\frac{dz}{dt} = k(a' - z)$, courbe des tissus rapides), θ est très petit.

Prenons un exemple numérique.

$$\begin{array}{lll} a' = 1 & b' = 1,1 & \theta = 0,374. \frac{1}{K} \\ a' = 1 & b' = 1.000 & \theta = 0,0003. \frac{1}{K} \end{array}$$

La constante de vitesse K et l'amplitude de l'évolution de la transformation a' restant les mêmes, la durée de demi-réaction varie dans des limites considérables suivant la quantité b' . Ceci montre comment, à partir d'un phénomène de constante de vitesse de même valeur pour tous les tissus, on pourrait expliquer la grande marge des chronaxies observées. Il est d'ailleurs remarquable que, d'autre part, les courbes d'excitabilité des tissus lents se rapprochent de la loi de réaction bimoléculaire, cas particulier où b' tend vers a' qui donne un grand temps de demi-réaction ; et que les courbes d'excitabilité des tissus rapides se rapprochent de la loi de la réaction monomoléculaire où b' est en très grand excès sur a' , qui donne un temps de demi-réaction très petit.

(1) $K = 0,4343 k$.

LE PHÉNOMÈNE ANTAGONISTE QUI SE MANIFESTE DANS L'EXCITATION PAR COURANTS PROGRESSIFS INTERVIENT-IL DANS LES PROCESSUS D'EXCITATION PHYSIOLOGIQUE ?

Les auteurs n'ont admis l'intervention de deux phénomènes (phénomène excitant, phénomène antagoniste) dans la loi d'excitation par ondes rectangulaires que parce qu'ils n'ont pu mettre en évidence une loi unique pour l'expliquer. Or nous avons montré qu'il est possible de rendre compte dans le détail de cette loi d'excitation par l'évolution d'un seul phénomène. La seule raison qui militait en faveur de l'intervention d'un phénomène antagoniste dans cette loi ne paraît donc plus se justifier. En fait, ce phénomène se manifeste sur certains tissus dans l'excitation par courants progressifs et par ondes en échelons. Mais n'apparaît-il pas du fait de la dissection, du vieillissement de la préparation ou de l'action du courant électrique ? Ce phénomène existe-t-il dans les tissus vivants en place dans l'organisme ; ne naît-il pas plutôt sous l'influence des conditions expérimentales auxquelles on soumet le tissu ?

Dans l'excitation par courants progressifs, Fabre a indiqué que sur des préparations fraîchement disséquées, des courants s'établissant en quelques secondes à une valeur peu supérieure à la rhéobase entraînent la réponse du tissu (sciatiques de grenouille). Au fur et à mesure que le temps s'écoule, la pente-limite d'action des courants progressifs se relève.

Dans l'excitation par ondes en échelons, nous avons trouvé un fait semblable (sciatiques de grenouille et de crapaud) sur lequel nous avons longuement insisté. Pour un intervalle de temps considéré, la hauteur du deuxième échelon (le 1^{er} étant égal à 0,9 rhéobase) nécessaire pour déclencher la réponse du tissu est d'autant plus élevée que la préparation est plus vieille. L'action du phénomène antagoniste augmente considérablement au cours de l'expérience. Au début des expériences signalées par Fabre sur le sciatique de grenouille, il ne se serait pas encore manifesté au bout de plusieurs secondes de passage du courant ! On assisterait à la croissance, sinon à la naissance de ce phénomène antagoniste. Ces considérations ne nous permettent pas sans doute de trancher la question, mais il semble qu'on puisse penser, dans l'état actuel de la question, que s'il agissait dans

les phénomènes d'excitation physiologique, son rôle serait plus effacé que celui qu'il joue dans les premiers moments des expériences que nous venons de rapporter.

LA LOI D'ÉVOLUTION DE L'EXCITATION PAR STIMULATION ÉLECTRIQUE ET LES PHÉNOMÈNES D'EXCITATION PHYSIOLOGIQUE.

La loi du processus excitant que nous venons d'étudier serait une loi d'excitation *électrique* des tissus. Le point le plus intéressant est certes de rechercher si cette loi est bien celle qui régit les manifestations de l'excitabilité *physiologique*. En d'autres termes, la loi est-elle particulière à la stimulation électrique, ou bien est-elle une loi générale à toutes les manifestations de l'irritabilité des tissus vivants ? En particulier, problème qui nous paraît résoluble dès maintenant, les modifications d'excitabilité produites dans les tissus vivants par l'action d'un élément anatomique sur un autre (passage de l'influx d'un neurone à un autre, du nerf au muscle) rentrent-elles dans cette loi ? Les travaux de Bremer et Homès (1931) sur la sommation d'influx nerveux nous permettent, pensons-nous, de donner une réponse positive.

Dans une préparation sciatique gastrocnémien de grenouille normale, un influx nerveux isolé amène une contraction du muscle. Si on fait agir légèrement du curare sur la préparation, il arrive un moment où un influx isolé n'entraîne plus de contraction du muscle, mais où la succession de deux influx amène la réponse musculaire. Si deux influx sont efficaces, alors qu'un seul ne l'est pas, il faut que le premier ait laissé à la jonction nerf-muscle un certain état d'excitation qui, s'ajoutant à celui engendré par le deuxième, atteigne la valeur nécessaire pour déclencher la réponse. En provoquant, au moyen d'une succession de deux stimuli électriques assez intenses, des influx sur tous les neurones qui composent le nerf, on obtient, suivant l'intervalle de temps séparant les deux stimuli, des contractions musculaires de plus ou moins grande amplitude (myographe isotonique). Les auteurs admettent que « les modifications jonctionnelles élémentaires dues à un ou à deux influx, et dont la grandeur est fonction de l'amplitude et de l'intervalle de ces influx, sont sensiblement les mêmes pour

toutes les jonctions neuro-musculaires considérées au même instant », que « les seuils d'excitabilité des différentes fibres musculaires se caractérisent au cours de l'intoxication curarique légère par une extrême diversité » et que, dans l'ensemble, « il y a le même nombre de fibres musculaires pour chaque excitabilité ».

« Cela étant, si la modification existant à chaque jonction neuro-musculaire devient k fois plus grande, il est clair qu'il y aura k fois plus de fibres musculaires dont l'excitabilité sera suffisante pour qu'elles répondent à l'excitation. Comme chaque fibre musculaire qui se contracte le fait avec une intensité maximale (loi du tout ou rien), la réaction musculaire sera la somme des réactions individuelles de toutes les fibres individuelles déclenchées. » En définitive, l'amplitude de la réponse musculaire sera proportionnelle à la grandeur de la modification d'excitation à la jonction neuro-musculaire. L'évolution de l'amplitude de la contraction en fonction de l'intervalle de temps séparant les deux stimuli indiquera donc l'évolution de la disparition de la modification d'excitabilité engendrée par le premier influx à la jonction neuro-musculaire (si l'on excepte les intervalles de temps très courts qui correspondent à la période réfractaire du nerf et pour lesquels le deuxième influx ne peut naître). Examinant cette loi de décroissance d'un processus d'excitation, les auteurs sont amenés à lui donner une forme exponentielle avec une loi de vitesse $\frac{dm}{dt} = -am$.

Si en première approximation les faits expérimentaux cadrent assez bien avec l'exponentielle, la concordance ne paraît cependant pas complètement satisfaisante. Il y a un écart systématique que les auteurs pensent devoir attribuer à l'inertie de l'appareil enregistreur « qui accentue probablement les réactions violentes et qui apparaît ainsi comme trop sélectif ». Il est évident que si leur loi avait cadré exactement avec l'expérience, les auteurs n'auraient pas été amenés à supposer cette cause de perturbation. Nous nous sommes demandé si notre loi mathématique ne rendait pas compte dans les détails des faits expérimentaux recueillis dans cette étude sur la sommation d'influx.

Si l'état initial du processus excitant est p et sa valeur

finale 0, la formule mathématique donnerait comme loi d'évolution

$$\text{Log } \frac{p + qx}{x + qx} = at,$$

en posant $q = p \frac{b}{a}$.

Le calcul montre que la formule donne des courbes qui correspondent exactement aux phénomènes expérimentaux

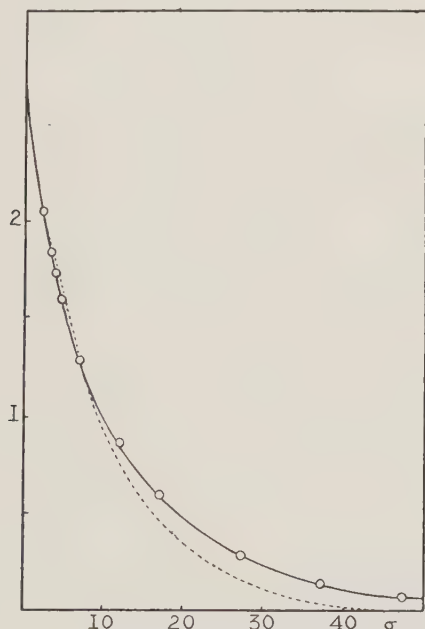


FIG. 41. — Les points expérimentaux sont indiqués par des cercles. La courbe en trait continu représente notre loi mathématique. En trait interrompu la loi exponentielle.

donnés par Bremer et Homès. A titre d'exemple, les relations entre les indications du graphique I de la figure 1 (p6) et la courbe théorique (avec $m = 1$) sont indiquées sur la figure 41.

Ces résultats nous portent à penser que la loi mathématique à laquelle les résultats expérimentaux nous ont conduit et dont la validité s'est révélée dans les différents cas étudiés serait bien une loi profonde des modifications d'irritabilité des tissus vivants.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les théories imaginées pour rendre compte des lois expérimentales d'excitation électrique des tissus sont nombreuses. On peut cependant schématiquement les ranger en deux groupes : les unes font intervenir, dans l'explication des lois expérimentales classiques d'excitation par ondes rectangulaires, un phénomène antagoniste arrêtant l'évolution d'un processus excitant et à ce phénomène antagoniste elles font jouer le rôle important dans la détermination des caractéristiques de l'excitabilité des tissus (rhéobase et chronaxie) (Nernst, Lapicque, H. et E. Lassalle, Ozorio de Almeida, H. A. Blair). Les autres ne font pas intervenir ce phénomène antagoniste, soit qu'elles n'en fassent pas mention, soit qu'elles admettent qu'il ne se manifeste qu'après que le phénomène excitant ait atteint un palier, l'évolution de ce dernier se limitant d'elle-même, comme par exemple la charge d'un condensateur sous un voltage constant (Ebbecke, Bishop, Hill, Sakamoto, Renqvist, Hirvonen).

Critique des théories du premier groupe.

1^o *Lois d'excitation par ondes à 2 échelons.* — Des séries d'expériences que nous avons faites au moyen d'ondes à 2 échelons sur le sciatique de grenouille, le sciatique de crapaud, le cœur de crapaud, dans différentes conditions expérimentales, nous ont montré que, dans chaque tissu considéré, il n'y avait pas de liaison étroite entre les modifications des caractéristiques des courbes classiques d'excitation par ondes rectangulaires (et décharges de condensateurs) (rhéobase et chronaxie) et celles des lois d'excitation par ondes à 2 échelons. Nous avons montré la parenté entre ces lois d'excitation par ondes en 2 échelons et les lois obtenues par excitation au moyen des courants progressifs dans lesquelles le phénomène antagoniste apparaît d'une façon si nette, tout au moins sur certains tissus. Cette parenté nous porte à croire que nos lois d'excitation par ondes à 2 échelons sont conditionnées par le même phénomène antagoniste qui se manifeste dans l'excitation par courants progressifs et que les modifications de nos lois d'excitation par ondes à 2 échelons sont causées par des modifications dans l'intervention de ce phénomène antagoniste. Ces modifications

n'entraînant pas de variations concomitantes des caractéristiques rhéobase et chronaxie, nous avons été amené à admettre que ce phénomène antagoniste ne jouait pas un rôle tout au moins prédominant dans leurs déterminations et, par extension, dans la courbe d'excitation par ondes rectangulaires et décharges de condensateurs qu'elles caractérisent.

2° Excitation par ondes en plusieurs échelons sur les tissus lents. — Les considérations précédentes nous ont incité à rechercher si, par un mode expérimental différent, on pouvait obtenir un argument plus direct en faveur de cette non-intervention dans la loi d'excitation par ondes rectangulaires du phénomène antagoniste conditionnant la pente limite d'excitation par courant progressif. Aussi avons-nous poursuivi l'étude de l'excitation par courant s'établissant progressivement par échelons (4 à 20 échelons) sur des tissus lents (estomac, cloaque de grenouille, sangsue). Quel que soit le temps d'établissement (jusqu'à une dizaine de minutes), nous n'avons pu mettre en évidence de « pente limite » sur ces tissus ; et, dans la grande majorité des cas, le voltage final pour lequel l'excitation naît est égal au voltage rhéobasique du courant s'établissant brusquement. Il ne paraît donc pas exister sur ces tissus de phénomène antagoniste. La rhéobase et la chronaxie (caractéristiques qu'on peut déterminer sur tous les tissus donnant une réponse perceptible) ne semblent donc pas être conditionnées principalement par ce phénomène antagoniste qui ne se manifeste que sur certains de ces tissus.

Ces expériences ne nous permettent pas de continuer à accepter les théories qui font intervenir ce phénomène antagoniste pour conditionner la loi générale d'excitation par ondes rectangulaires et décharges de condensateurs.

Critique des théories du deuxième groupe.

Elles se rassemblent autour de deux lois : loi hyperbolique de Hoorweg et de Weiss (Sakamoto, Gildemeister, Renqvist, Hirvonen, Ebbecke) et loi exponentielle (Ebbecke, Bishop, Hill). Lapicque a fait la critique de ces deux lois. Elles présentent avec les lois expérimentales des divergences systématiques. Fabre a proposé récemment une loi différente dans laquelle interviendraient trois phénomènes ; malgré ces compli-

cations, certaines lois expérimentales restent en dehors de celles prévues par cette théorie.

Les théories proposées jusqu'à maintenant ne nous ont donc pas paru satisfaisantes.

Validité de la loi de Nernst.

Nous avons cependant recherché si la loi théorique de Nernst, qui est restée à la base de la théorie de Lapique, pouvait rendre compte des faits expérimentaux, tout au moins pour les temps courts. Cette loi se traduit dans la représentation de « l'énergie en fonction du temps », par une ligne parallèle à l'axe des temps (constance de l'énergie).

a) *Loi de Nernst et polarisation de membranes.* — Nernst a été amené à appliquer sa loi de polarisation des électrodes métalliques aux processus d'excitation parce qu'il a pensé qu'à la base de ces processus il y avait des modifications de polarisation de membranes. Or, les polarisations de membranes suivent-elles la loi de Nernst ? Les déterminations faites par Lapique à ce sujet montrent qu'il n'en est rien. Il n'y a donc aucune raison d'admettre *a priori*, même si des polarisations de membranes sont à la base des processus d'excitation, que l'évolution de ces processus doive suivre la loi de Nernst.

b) *Loi de Nernst et lois d'excitation des tissus lents.* — Si d'autre part, se plaçant sur un terrain purement empirique, on étudie sous la représentation de l'énergie les lois expérimentales d'excitabilité déterminées par Lapique et ses collaborateurs, on s'aperçoit qu'elles sont loin de présenter toutes un plateau d'énergie, seule zone dans laquelle la loi de Nernst serait susceptible de s'appliquer.

c) *Loi de Nernst et remontée de l'énergie dans les temps courts sur les tissus rapides.* — Sur les tissus rapides, dans les temps courts, il existe une remontée abrupte de l'énergie. Le fait est classique. Lapique a cherché à l'expliquer, pour sauvegarder la loi de Nernst, par l'intervention d'un mode différent d'excitation ou par l'infidélité de l'appareillage électrique pour des passages de courants très brefs. Pour rechercher la valeur de ces arguments, nous avons entrepris des séries de déterminations de lois expérimentales d'excitation sur des tissus de rapidités différentes avec le même appareillage. Si la remontée de l'énergie dépend de l'appareillage ou d'un phénomène d'excitation diffé-

rent dont l'apparition serait réglée par les vitesses des ions, la remontée de l'énergie se fera pour une même durée pour les différents tissus et sera indépendante de la chronaxie. Dans le cas contraire, si toute la courbe d'excitation varie en bloc avec la chronaxie, nous serons admis à penser que la courbe d'excitation est conditionnée dans sa globalité par un seul processus d'excitation. Des expériences faites sur différents nerfs de grenouille et de crapaud, sur le cœur de grenouille, nous ont montré que la courbe d'excitation varie en bloc avec la chronaxie.

Toutes ces considérations nous ont conduit à penser que la loi de Nernst ne pouvait être retenue comme point de départ d'une théorie de l'excitation.

Diversité des formes des lois expérimentales.

Avant d'essayer de rechercher une nouvelle loi théorique, nous avons étudié dans le détail les courbes publiées par les différents expérimentateurs. De cet examen, il ressort que ces courbes ne peuvent être superposées, ainsi que Lapique l'a admis, en prenant la rhéobase et la chronaxie comme unités respectivement d'intensité et de temps. Il suffit d'ailleurs pour s'en rendre compte de comparer entre eux les graphiques des énergies des lois expérimentales obtenues sur *différents tissus* par Lapique et ses collaborateurs (par exemple, estomac de grenouille, cœur d'escargot, sciatique de grenouille). D'autre part, des courbes précises que nous avons établies sur des *préparations différentes d'un même tissu* nous montrent également qu'il n'est pas possible de les superposer.

Enfin, sur une *même préparation*, nous avons montré que la courbe d'excitation se déforme au cours de la durée de l'expérience.

Une théorie de l'excitation devra rendre compte de tous ces faits.

Recherche d'une loi mathématique.

Après de nombreux essais stériles, nous avons repris une méthode d'analyse employée par Bishop, laquelle nous a conduit à une solution qui, jusqu'à présent, s'est montrée satisfaisante. Nous sommes parti d'hypothèses qui ne sont pas nouvelles.

Première hypothèse. — L'établissement, dans un tissu, d'un courant électrique constant détermine l'évolution d'un phénomène excitant qui atteint une valeur finale proportionnelle au voltage du courant. La réponse du tissu se déclenche lorsque ce processus a atteint une certaine amplitude (analogie avec la charge d'un condensateur, à la base de théories de Ebbecke, Hill, Bishop, etc.).

Deuxième hypothèse. — La vitesse d'évolution du phénomène excitant est à chaque instant fonction de l'écart entre l'état actuel et l'état final $\frac{dx}{dt} = -f(x)$. Bishop avait admis $f(x) = kx$ dont l'intégration conduit à la loi exponentielle, mais cette loi ne rend pas compte des faits.

Nous avons proposé un procédé qui nous a permis d'établir à partir des chiffres expérimentaux la loi de vitesse selon nos deux hypothèses. Dans ces conditions, nous sommes arrivé pour l'expression de la vitesse à une loi générale

$$\frac{dx}{dt} = -(ax + bx^3).$$

Pour étudier la validité de cette loi de vitesse, nous avons recherché l'équation à laquelle elle mènerait pour les lois expérimentales desquelles nous étions parti.

En ramenant le voltage à la rhéobase (n) et le temps à la chronaxie (d), nous avons obtenu une formule réduite :

$$d = \log \left[1 - \frac{1}{n(nm - m + 1)} \right] : \log \left[1 - \frac{1}{2(m + 1)} \right]$$

m étant égal à $\frac{b}{a}$. R (R = rhéobase).

La formule contient trois paramètres. Il a été démontré par Bouckaert que toute équation donnant les lois d'excitation devrait en contenir au moins trois (Bouckaert, 1932).

L'étude des relations entre d et n pour les différentes valeurs de m montre que cette équation rend compte dans le détail, à une approximation tout à fait satisfaisante, de toutes les lois d'excitation par ondes rectangulaires obtenues sur les différents tissus par les différents expérimentateurs. Elle rend compte des variations inverses de la rhéobase et de la chronaxie signalées depuis longtemps par Cardot et Laugier, des

variations du produit rhéobase par chronaxie quand la rhéobase varie (Fabre, Sama, Tawast et Rancken), des variations concomitantes de la chronaxie, de la rhéobase et de la forme de la courbe au cours d'une expérience donnée (Bonnardel et S. Goudchaux). Elle paraît donc s'accorder avec tous les faits expérimentaux considérés.

D'autre part, la loi de vitesse considérée est une loi classique en physico-chimie. Elle peut-être mise, en effet, sous la forme

$$\frac{dz}{dt} = k (a' - z) (b' - z)$$

en faisant $z = a' - x$, $b = k$ et $\frac{a}{b} = b' - a'$

(loi de vitesse des réactions bimoléculaires — cas général).

De ce point de vue, la chronaxie serait à considérer comme un temps de demi-réaction.

$$\vartheta = \frac{1}{K (b' - a)} \log \left(2 - \frac{a'}{b} \right).$$

Elle dépendrait non seulement de la constante de vitesse de la réaction (K), mais encore de l'excès de b' sur a' . Il est d'ailleurs remarquable que les courbes d'excitabilité des tissus lents à grande chronaxie se rapprochent en général, de la loi des réactions bimoléculaires, cas des proportions égales ($b' \rightarrow a'$) dans laquelle ϑ est très grand, et que celles des tissus rapides à petite chronaxie se rapprochent de la loi des réactions monomoléculaires (b' très grand par rapport à a') dans laquelle ϑ est très petit. A partir d'un phénomène de constante de vitesse, le même pour tous les tissus, on pourrait expliquer la grande marge des chronaxies et des rapidités de réponse.

La loi que nous envisageons ne serait d'ailleurs pas seulement une loi de stimulation électrique des tissus. Des lois de disparition d'excitabilité physiologique provoquée par des influx nerveux aux synapses nerf-muscle ont été publiées récemment par Bremer et Homès. Les auteurs ont pensé que l'évolution du phénomène qu'ils ont observé suivait une loi exponentielle. Mais ils ont signalé cependant un écart entre cette loi et leurs résultats expérimentaux. A partir de notre loi de vitesse, une disparition d'excitabilité devrait suivre une loi

$at = \log \left(\frac{p + qx}{x + qx} \right)$ où $q = p \frac{b}{a}$ (p = valeur initiale de l'excitabilité).

L'étude numérique faite à ce sujet nous a montré que notre formule recouvre très exactement la loi expérimentale.

Ces résultats nous permettent de conclure que dans tous les cas que nous avons envisagés tout se passe comme si les modifications d'excitabilité dans les tissus vivants étaient soutendus par un processus physico-chimique évoluant suivant une loi de vitesse $\frac{dx}{dt} = - (ax + bx^2)$.

Quant à la nature intime d'un tel processus, les résultats auxquels nous sommes arrivé nous ont inspiré de nouvelles directives de travail, mais, dans l'état actuel de la question, il nous paraît prématuré de préciser dès maintenant une hypothèse sur ce point.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYLISS, W.-M. (1927). — *Principles of general physiology*. Longmans, New York.
- BEAUNIS, H. (1888). — *Physiologie humaine*. Baillière, Paris.
- BIEDERMANN, W. (1895). — *Elektrophysiologie*. Fischer, Iéna.
- BISHOP, G. H., and ERLANGER, J. E. (1926). — The effects of polarization upon the activity of vertebrates nerves. *Am. J. Physiol.*, **78**.630.
- BISHOP, G. H. (1928). — The effect of nerve reactance on the threshold of nerve during galvanic current flow. *Am. J. Physiol.*, **85**.417.
- BLAIR, E. A. (1931). — Voir *Erlanger*.
- BLAIR, H. A. (1932-I). — On the intensity-time relations for stimulation by electric currents. *J. gen. Physiol.*, **15**.731-**15**.757.
- (1932-II). — On the measure of excitability. *J. gen. Physiol.*, **16**.165.
- BONNARDEL, R. et GOUDCHAUX, S. (1934). — Modifications de la forme des courbes d'excitabilité des nerfs au cours de l'expérience. *C. R. Soc. Biol.*, **115**.627.
- BOUCKAERT, L. P. (1932). — Critique des formules donnant l'excitabilité en fonction du temps pour les courants constants. *C. R. Soc. Biol.*, **111**.1063.
- BREMER, F. (1927). — Sur le mécanisme de la sommation d'influx. *C. R. Soc. Biol.*, **97**.1179.
- (1929). — Nouvelles recherches sur la sommation d'influx nerveux. *C. R. Soc. Biol.*, **102**.332.
- (1930-I). — La sommation d'influx nerveux dans l'arc réflexe spinal. *C. R. Soc. Biol.*, **103**.509.
- (1930-II). — Nouvelles recherches sur la sommation centrale. *C. R. Soc. Biol.*, **104**.810.
- BREMER, F. et HOMÈS, G. (1931). — Une théorie de la sommation d'influx nerveux. *Mém. Acad. roy. Belg.*, Cl. Sc. II.1.
- BRÜCKE, E. (1867). — Ueber den Einfluss der Stromesdauer auf die elektrische Erregung der Muskeln. *Sitz. Kl. Akad. Wissensch.*, Wien, Math-Natur. Cl. **56**.594.
- (1868). — Ueber die Reizung der Bewegungsnerven durch elektrische Ströme. *Ibid.*, **58**.451.
- CARDOT, H. (1909). — Voir *Lapicque, L.*
- (1912). — *Les actions polaires dans l'excitation galvanique du nerf moteur et du muscle*. Thèse de Sciences, Paris.

- CARDOT, H. et LAUGIER, H. (1912). — Localisation des excitations de fermeture dans la méthode dite unipolaire. *J. Physiol. Path. Gén.*, **4**, 476.
- (1913). — Efficacité des courants à croissance et décroissance exponentielle. *J. Physiol. Path. Gén.*, **5**, 1134.
- (1914). — Variations des paramètres caractéristiques de l'excitabilité des nerfs sous l'influence de l'électrotonus. *C. R. Soc. Biol.*, **76**, 249.
- (1920). — Excitation des nerfs par ouverture de courant galvanique. Décalage de l'excitation d'ouverture sous l'action de passages de courants antérieurs (courants ascendants). *C. R. Soc. Biol.*, **83**, 26.
- COLLE, J. et DELVILLE, P. (1932). — Les paramètres de l'excitabilité. *C. R. Soc. Biol.*, **111**, 1072.
- COLLE, J. (1934). — Influence d'un changement de température sur la forme de la courbe intensité-temps du ventricule de grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, **115**, 209.
- DELVILLE, P. (1932). — Voir Colle.
- EBBECKE, U. (1927). — Ueber das Gesetz des elektrischen Reizung und über die physikalische Bedeutung des Hoorwegschen Gesetzes und der Zeitconstante. *Pflüger's Arch.*, **216**, 448.
- ENGELMANN, T. W. (1870). — Beiträge zur allgemeinen Muskel und Nerven Physiologie. Ueber die electrische Erregung der Ureter, mit Bemerkungen über die electrische Erregung in allgemein. *Pflüger's Arch.*, **3**, 247.
- ERLANGER, J. and BLAIR, E. A. (1931-I). — The irritability changes in nerve in response to subthreshold induction shocks and related phenomena including the relatively refractory phase. *Am. J. Physiol.*, **99**, 108.
- (1931-II). — The irritability changes in nerve in response to subthreshold constant currents and related phenomena. *Am. J. Physiol.*, **99**, 129.
- EUCKEN (1908). — Zur Theorie der electrischen Nervenreizung durch Kondensatorentladung. *Pflüger's Arch.*, **123**, 454.
- EVANS (1930). — *Recent advances in physiology*. Churchill, London.
- FABRE, Ph. (1927-I). — L'excitation neuro-musculaire par les courants progressifs chez l'homme. *C. R. Acad. Sc.*, **184**, 699.
- (1927-II). — L'excitation neuro-musculaire par ondes cunéiformes. *C. R. Acad. Sc.*, **184**, 1486.
- (1927-III). — Relation entre la constante linéaire et la chronaxie. *C. R. Acad. Sc.*, **185**, 300.
- (1927-IV). — Distinction entre les mesures d'excitabilité et les mesures de vitesse d'excitabilité neuro-musculaire : un nouveau test. *C. R. Acad. Sc.*, **185**, 1216.
- (1928-I). — Mesure du degré de vitalité d'un nerf par les courants progressifs. *C. R. Soc. Biol.*, **99**, 140.
- (1928-II). — Théorie cinétique de l'excitation neuro-musculaire par ondes brèves. *C. R. Acad. Sc.*, **187**, 482.
- (1932). — Sur l'interprétation des écarts à la loi hyperbolique d'excitabilité dans l'électrotonus. *C. R. Soc. Biol.*, **109**, 942.

- (1933). — Sensibilité, temps propre, chronaxie des éléments excita-
bles. *J. Physiol. Path. Gén.*, 314, 767, 781.
- (1927). — Voir *Strohl*.
- FICK, A. (1863). — *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen
Substanzen*. Braunschweig.
- GILDEMEISTER, M. (1910). — Die allgemeine Gesetze des elektrischen
Reizes. *Pflüger's Arch.*, 131.199.
- GILSON, A. S. and PEUGNET, H. B. (1932). — The effects upon cardiac
musculature of subthreshold electrical currents. *Am. J. Physiol.*,
100.671.
- GLEY, E. (1928). — *Traité de Physiologie*. Baillière, Paris.
- GOTCH, F. and BURCH (1899). — Electrical response of nerve to two
successive stimuli. *J. Physiol.*, 24.410.
- GOUDCHAUX, S. (1934). — Voir *Bonnardel, R.*
- HERMANN, L. (1906). — Ueber indirekte Muskelreizung durch Kondensa-
torentladungen. *Pflüger's Arch.*, 111.537.
- (1909). — Ueber indirekte Muskelreizung durch abgebrochene
Kondensatorentladungen. *Pflüger's Arch.*, 127.172.
- HILL, A. V. (1910). — A new mathematical treatement of changes of
ionic concentration in muscle and nerve under the action of electric
currents with a theory as to their mode of excitation. *J. Physiol.*,
40.190.
- (1932). — *Chemical wave transmission in nerve*. Cambridge University
Press.
- HIRVONEN, M. (1932-I). — Ueber die Reizbarkeit des Gesamtmuskels bei
elektrischer Reizung. *Skand. Arch. Phys.*, 64.1-100.
- (1932-II). — Voir *Renqvist*.
- HOMÈS, G. (1931). — Voir *Bremer*.
- HOORWEG, L. (1892). — Ueber die elektrische Nervenregung. *Pflüger's
Arch.*, 52.87.
- KÖNIG, J. (1870). — Beiträge zur theorie der elektrischen Nervenreizung.
Sitz. Akad. Wiss., Math-Natur. Kl., 62.537.
- KRIES (von) (1884). — Ueber die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge
von dem zeitlicher Verlauf der zur Reizung dienenden Elektrizitäts
Bewegungen. *Arch. Physiol.*, 337.
- LAPICQUE, L. (1907-I). — Recherches quantitatives sur l'excitation élec-
trique des nerfs traitée comme une polarisation. *J. Physiol. Path.
Gén.*, 9.620.
- (1907-II). — Polarisation de membrane reproduisant la loi d'exci-
tation électrique des nerfs. *C. R. Soc. Biol.*, 63.37.
- (1907-III). — Plan d'une théorie physique du fonctionnement des
centres nerveux. *C. R. Soc. Biol.*, 63.787.
- (1909). — Définition expérimentale de l'excitabilité. *C. R. Soc.
Biol.*, 76.280.
- (1910). — Principe pour une théorie du fonctionnement nerveux
élémentaire. *Rev. gén. sc.*, 15 février.
- (1926). — *L'excitabilité en fonction du temps*. Presses universitaires,
Paris.

- (1932). — État actuel de la théorie de l'excitation électrique. *Cong. intern. électr.*, Paris, 10^e Sect., 8^e Rapp.
- LAPICQUE, L. et M. (1903-I). — Expériences sur la loi d'excitation électrique chez quelques invertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, **55**, 608.
- (1903-II). — Recherches sur la loi d'excitation électrique. *J. Physiol. Path. gén.*, **5**, 842 ; 991.
- (1909). — Excitabilité électrique de l'estomac de la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, **67**, 283.
- (1910). — Détermination de la chronaxie par décharges de condensateurs. *C. R. Biol.*, **68**, 797.
- (1922). — Excitabilité électrique des chromatophores chez les spirogyres. *C. R. Soc. Biol.*, **87**, 507.
- LAPICQUE, L. et CARDOT, H. (1909). — Actions polaires antagonistes dans l'excitation électrique du cœur de l'escargot. *C. R. Biol.*, **67**, 115.
- LAPICQUE, L. et FAURÉ-FRÉMIET (1913). — Mesure de l'excitabilité électrique de la vorticelle. *C. R. Soc. Biol.*, **74**, 1194.
- LAPICQUE, L. et LAUGIER, H. (1927). — Accroissement de l'efficacité de l'excitation électrique par son interruption momentanée. *C. R. Soc. Biol.*, **116**, 616.
- LAPICQUE, M. (1905). — *Recherches sur l'excitabilité électrique de différents muscles de vertébrés et d'invertébrés*. Thèse de Sciences, Paris.
- LASSALLE, H. et E. (1928). — Sur une nouvelle expression théorique des intensités des stimuli liminaires en fonction de leur durée. *Ann. Physiol. Physico-chimie biol.* **4**, 323.
- LAUGIER, H. — Voir Cardot et Lapicque.
- LAUGIER, H. (1913). — *Vitesse d'excitabilité et courants induits ; méthodes nouvelles en électrodiagnostic*. Thèse de Médecine, Paris.
- (1921). — *Electrotonus et excitation. Recherches sur l'excitation d'ouverture*. Thèse de Sciences, Paris.
- (1922). — La théorie de l'excitation et l'efficacité des ondes en échelon. *C. R. Soc. Biol.*, **86**, 722.
- (1932). — Sur les variations inverses de la chronaxie et de la rhéobase au cours de diverses interventions expérimentales. *C. R. Soc. Biol.*, **109**, 1317.
- LUCAS, K. (1910). — Sommaton of subliminal stimuli. *J. Physiol.*, **39**, 461.
- (1917). — *The conduction of the nervous impulse*. Longmans, London.
- NERNST, W. (1899). — Zur theorie der elektrischen Reizung. *Nachrich. Wiss.*, Göttingen Math. Phys. Kl. 104.
- (1908-I). — Zur Theorie der galvanischen Polarisation : Anwendung zur Berechnung der Reizwirkungen elektrischen Ströme. *Sitz. Ber. preuss. Akad. Wiss.*, I.
- (1908-II). — Zur Theorie der elektrischen Reizes. *Pflüger's Arch.*, **122**, 275.
- OZORIO DE ALMEIDA, M. (1927). — Sur la théorie de l'excitation électrique. *Ann. Physiol. Phys.-Chim. biol.*, **3**, 129.
- (1931). — Nouvelles recherches sur la théorie de l'excitation électrique. *Ibid.* **7**, 109.

- RENQVIST und HIRVONEN (1932). — Die Abhängigkeit der Reizbarkeit des Nervenmuskels von der Temperatur. *Skand. Arch. Physiol.*, **64**, 100.
- RUSHTON, W. A. II. (1932-I). — A new observation in the excitation of nerve and muscle. *Proc. physiol. Soc.*, in *J. Physiol.*, 16. P.
- (1932-II). — Lapique's canonical curve. *J. Physiol.*, **74**, 424.
- SCHRIEVER, H. (1932). — Ueber Einschleichen von Strom. Quantitative Verschiedenheiten. *Zt. biol.*, **93**, 123.
- SHIMANE SAKAMOTO (1933). — Elektrische Reizung einer einzelner motorischen Nervenfasern durch Gleichspannung. *Pflüger's Arch.*, **231**, 489.
- STROHL, A. (1923). — Essai d'évaluation des modifications produites dans l'excitabilité électrique par des courants continus. *C. R. Soc. Biol.*, 1277.
- STROHL, A. et FABRE, Ph. (1927). — Sur l'efficacité comparée des ondes cunéiformes et des ondes rectangulaires. *Ibid.* 219.
- UMRATH, K. (1925). — Zur Theorie der elektrischen Erregung. *Biol. gen.*, **1**, 396.
- WEISS, G. (1901-I). — Sur la possibilité de rendre comparables entre eux les appareils servant à l'excitation électrique. *Arch. ital. Biol.*, **35**, 413.
- (1901-II). — Rôle de la quantité d'électricité dans l'excitation des nerfs. *C. R. Soc. Biol.*, **101**, 441.
- (1901-III). — La loi de l'excitation électrique des nerfs. *C. R. Soc. Biol.*, **101**, 466.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
<i>Chapitre Premier.</i>	
Historique. Phénomène excitant et phénomène antagoniste....	8
<i>Chapitre II.</i>	
Excitation par ondes électriques à 2 échelons.....	14
Excitation par ondes en échelons et excitations par ondes rectangulaires ou par décharges de condensateurs.....	15
Excitation par ondes en échelons et électrotonus physio- logique.....	15
Excitation par ondes à 2 échelons et excitation par cou- rants progressifs à établissement linéaire.....	16
Travaux antérieurs sur l'excitation par ondes en échelons.....	17
Autres études sur les modifications d'excitabilité produites par le courant constant.....	18
Recherches personnelles.....	19
Technique.....	20
Première série d'expériences.....	23
Deuxième série d'expériences.....	30
Expériences sur le sciatique de grenouille.....	33
Expériences sur le sciatique de crapaud.....	41
Action de la température sur les lois d'excitation par ondes à 2 échelons.....	54
Sur la forme générale de la loi d'excitation par ondes à 2 échelons.	58
<i>Chapitre III.</i>	
Nos expériences et les théories de l'excitation.....	63
Théories tenant compte d'un phénomène antagoniste..	63
Théories se bornant à l'explication.....	66
Théories suivant la loi exponentielle.....	66
Théories suivant la loi hyperbolique.....	68

Chapitre IV.

Considérations sur les lois expérimentales d'excitation par ondes rectangulaires.....	69
Loi de Nernst et polarisation de membranes.....	71
Loi de Nernst et lois expérimentales d'excitation des tissus lents.	73
Remontée de l'énergie dans les temps courts sur les tissus rapides.	73
Nouvelles expériences sur les lois d'excitation par décharges de condensateurs (sur différents nerfs de grenouille et de crapaud, sur le cœur de grenouille).....	75
Modifications de la forme de la courbe d'excitation par décharges de condensateurs au cours de l'expérience.....	86

Chapitre V.

Recherche de la vitesse d'évolution du phénomène excitant....	92
Équation donnant la loi d'évolution du phénomène excitant à partir de la loi de vitesse.....	104
Équation donnant les relations entre le voltage et le temps....	104
Remarques sur les relations entre la chronaxie, la rhéobase et la forme de la courbe d'excitation.....	110
L'équation de vitesse et les lois physico-chimiques.....	112
Le phénomène antagoniste qui se manifeste dans l'excitation par courants progressifs intervient-il dans les processus d'excitation physiologique ?.....	114
La loi d'évolution de l'excitation par stimulation électrique et les phénomènes d'excitabilité physiologique. Sommeation d'influx.	115
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	118
BIBLIOGRAPHIE	123

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Adaptation des plantes à la sécheresse.

*Structure des composés organiques en fonction de leur structure
cristalline et des théories atomistiques modernes.*

LU ET ACCEPTÉ :

Les Membres du Jury,

CARDOT.

LONGCHAMBON.

DOUIN.

VU ET APPROUVÉ :

Le Doyen, Membre de l'Institut,

V. GRIGNARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Lyon, le 30 Avril 1934.

Le Recteur, Président du Conseil de l'Université,

A. LIRONDELLE.

